Part 12 2 692 N. 22

ANNALES

DES

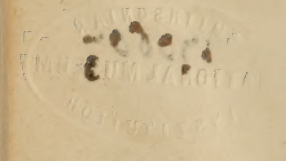
SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

ZOOLOGIE

170603

CORBEIL. IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ



ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

ET

PALÉONTOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

TOME XI

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain.

1900

Droits de traduction et de reproduction réservés.

ALPHONSE MILNE-EDWARDS

Presque en même temps viennent de s'éteindre Alphonse Milne-Edwards, l'éminent directeur de la section zoologique des *Annales des sciences naturelles*, et Georges Masson, qui en était l'éditeur si apprécié. C'est avec une profonde douleur que nous rendons un dernier hommage à la mémoire de ceux qui portèrent ce recueil à un degré si haut de prospérité. Le nom de Masson demeurera inscrit sur le titre de la plus ancienne des publications zoologiques françaises ; le nom de Milne-Edwards, qui depuis sa fondation n'avait cessé de s'y trouver, disparaît malheureusement, laissant dans la science de notre pays un vide dont près de quatre-vingts ans de gloire mesurent la profondeur.

Nous nous proposons de retracer dans les *Archives du Muséum d'histoire naturelle*, à qui Georges Masson avait donné un nouveau relief, le rôle que les deux Edwards ont joué dans les sciences naturelles : les discours prononcés aux obsèques d'Alphonse Milne-Edwards ont été pieusement recueillis dans le *Bulletin des naturalistes du Muséum* sa dernière fondation ; qu'il nous soit permis de venir, à notre tour, au nom des *Annales des sciences naturelles*, payer un tribut de regrets et d'admiration à leur dernier directeur. Longtemps associé à son père dans la direction de ce savant recueil, il le dirigeait, seul à sa tête, depuis la mort de son illustre fondateur. C'était une des tâches auxquelles il se vouait le plus volontiers. N'avait-il pas donné aux *Annales* le meilleur de lui-même ? Dès 1856, il y publiait un premier travail sur les dimensions des globules

du sang chez certains Vertébrés, et depuis lors, c'est-à-dire depuis quarante-quatre ans, il n'a cessé d'y collaborer activement. C'est là qu'ont paru ses recherches sur les Chevrotains, les Lémuriens, les Édentés, les Limules, de nombreux documents sur les Oiseaux fossiles, sur les Crustacés et surtout, en 1861, la note célèbre où il affirmait pour la première fois l'existence d'animaux à de grandes profondeurs de la mer, où il préludait en quelque sorte aux expéditions qui nous ont fait connaître, d'une manière encore incomplète sans doute, mais tout à fait inattendue, la faune splendide des abîmes océaniques. Il devait plus tard organiser lui-même les campagnes du *Travailleur* et du *Talisman*, et peut-être les fatigues éprouvées durant la dernière de ces campagnes, celle de 1883, qui ne dura pas moins de trois mois dans les régions tropicales, ont-elles été l'origine, ont-elles au moins aidé au développement de la maladie qui l'a si prématurément enlevé.

Réservé et discret, quoique de relations charmantes, courageux à l'extrême, il laissait à peine soupçonner ses souffrances; mais elles paraissent avoir été presque continues depuis dix-sept ans. Ce furent les années où, placé à la tête du Muséum d'histoire naturelle, en possession d'une influence égale à celle dont son père avait usé si longtemps pour le bien de la science, il déploya la plus grande somme d'activité et se révéla non seulement savant éminent, mais organisateur, administrateur de premier ordre et même, à l'occasion, diplomate. Car il avait pris une part importante à l'organisation de nos missions les plus difficiles aussi bien dans l'Afrique centrale que dans l'Indo-Chine.

Les *Annales des sciences naturelles* le mettaient en rapport avec les plus actifs des naturalistes de notre pays. En contact incessant avec les jeunes travailleurs qui dépensaient toute leur ardeur au service des sciences naturelles, nul ne leur faisait un accueil plus cordial, ne s'intéressait davantage à leurs travaux et à leur avenir; nul n'était mieux en mesure de donner à cet intérêt une forme efficace. Il fut

ainsi, malgré ses nombreuses occupations administratives, un naturaliste exactement informé et avec qui tous les zoologistes n'avaient cessé d'entretenir des rapports empreints de respect et d'estime.

Son souvenir reste comme un exemple pour tous ceux qui sont appelés à lui succéder; c'est dire que nous ferons tous nos efforts pour que l'œuvre fondée par Audouin, Brongniart, Henri Milne-Edwards et Dumas, œuvre qui, des mains d'Alphonse Milne-Edwards, tombe dans les nôtres, conserve le renom auquel elle était parvenue.

EDMOND PERRIER.

OBSERVATIONS BIOLOGIQUES

SUR LES

PARASITES DES CHÊNES DE LA TUNISIE

Par L.-G. SEURAT.

Les forêts de la Khroumirie renferment deux essences principales : le Chêne-liège (*Quercus suber L.*) et le Chêne zéen (*Q. Mirbecki*) ; l'exploitation de ces forêts est très active, le Chêne-liège étant utilisé pour son écorce, et le Chêne zéen pour faire des traverses de chemin de fer. Le rendement ne peut que s'accroître de jour en jour, surtout avec la création des nouvelles routes forestières; malheureusement, les Insectes attaquent ces arbres et causent souvent des dégâts assez importants. Lors de mon récent voyage en Tunisie, j'ai eu l'occasion d'examiner un certain nombre de ces Parasites, et ce sont les observations biologiques concernant chacun d'eux qui vont faire l'objet de cette note (1).

Nous devons nous occuper en premier lieu des Insectes qui attaquent les arbres vivants, c'est-à-dire des plus nuisibles.

L'ennemi le plus redouté du Chêne-liège en Algérie et en Tunisie est une Fourmi à tête rouge, le *Cremastogaster scu-*

(1) Les Insectes dont nous allons nous occuper, ainsi que les dégâts qu'ils causent, ont été rapportés par nous d'Aïn Draham, et figurent dans les collections d'Entomologie appliquée du Muséum d'histoire naturelle de Paris.

tellaris Ol. ; cette espèce est très répandue; on la trouve dans l'Europe méridionale, l'Algérie, la Tunisie, l'Asie Mineure et l'Amérique du Nord. Cette Fourmi établit son nid dans la couche subéreuse ; ce nid est formé de chambres ovoïdes, de 22 millimètres de grand axe sur 6 millimètres de petit axe, disposées le plus souvent parallèlement à l'axe de l'arbre, et situées les unes au-dessus des autres dans toute l'épaisseur du liège, communiquant entre elles par des galeries cylindriques de $2^{mm},5$ à 3 millimètres de diamètre : quelques chambres sont disposées perpendiculairement à la surface de l'écorce; dans chacune de ces chambres on trouve un grand nombre d'œufs et de larves. Le nid est en rapport avec l'extérieur par des trous circulaires de 2 millimètres de diamètre environ.

Les Fourmis creusent leurs galeries à l'aide de deux mandibules extrêmement puissantes, se croisant sur la ligne médiane ; ces mandibules sont fortement dentées en scie à leur extrémité, la dent ventrale étant beaucoup plus développée que les trois autres ; ces mandibules sont solidement implantées par deux têtes d'attache, une dorso-latérale, située de chaque côté du labre, et une ventro-latérale, de chaque côté des mâchoires ; les mandibules ne peuvent se mouvoir, grâce à cette disposition, qu'autour d'un axe passant par les deux articulations.

Le *Cremastogaster scutellaris* attaque indifféremment le liège mâle, ou le liège de reproduction; la figure 1 représente les dégâts causés dans un liège mâle, mesurant 6 centimètres d'épaisseur.

La jeune larve mesure 1 millimètre de longueur et 1/2 millimètre de largeur; elle porte dix paires de stigmates consécutifs; un des caractères les plus curieux de cette larve est la présence, sur la région médiane dorsale du corps, de longs poils de 13/100 de millimètre de longueur, terminés à l'extrémité par un double crochet (fig. 2) ; ces poils en double harpon sont très régulièrement disposés et en petit nombre : il y en a cinq rangées de quatre poils

chacune ; la première rangée est située sur la face dorsale du premier segment abdominal, entre les deux stigmates

Fig. 1. — Liège attaqué par le *Cremastogaster scutellaris* Ol.

de la troisième paire ; les quatre segments suivants portent chacun une rangée de poils semblables ; le métathorax et le sixième segment abdominal portent une rangée de quatre

poils quadrifurqués à l'extrémité; enfin le mésothorax et le septième segment abdominal sont munis d'une rangée de quatre longs poils simples; la région ventrale du corps

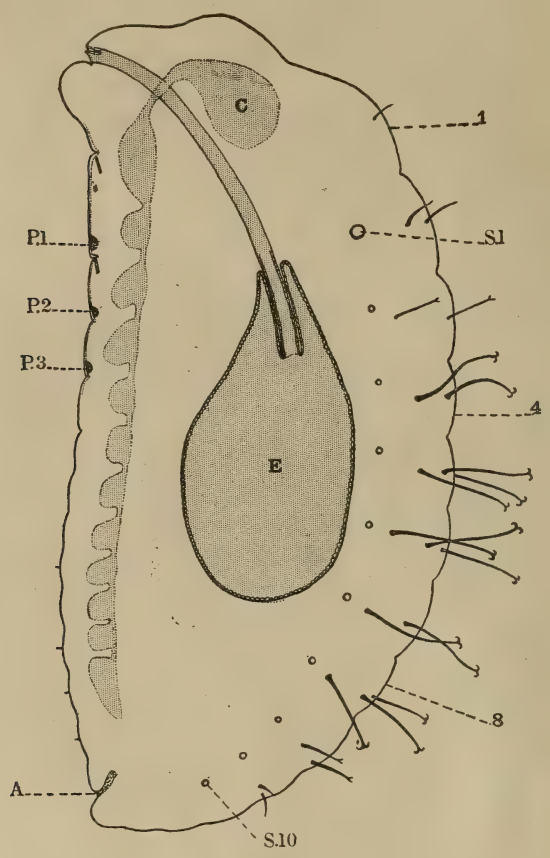


Fig. 2. — Jeune larve de *Cremastogaster scutellaris* vue latéralement. — 1, prothorax (premier segment); 4, premier segment abdominal, portant la première rangée de poils en harpon; 8, cinquième segment abdominal; S.1, stigmate antérieur; S. 10, dixième stigmate; E, estomac fermé en arrière; C, cerveau; P.1, P.2, P.3, disques imaginaux représentant les ébauches des pattes; A, anus.

porte quelques rares poils extrêmement courts, simples, qui n'ont aucune ressemblance avec les précédents. Les vingt longs poils terminés en harpon ont une utilité très grande : ils servent à maintenir les jeunes larves aux parois

des chambres du nid ; quand on ouvre ces chambres, on les trouve en effet entièrement tapissées de larves.

La larve adulte mesure $2^{mm},5$ de longueur; elle porte des poils en harpon de 1/5 de millimètre de longueur; elle présente latéralement des mamelons ou parapodes sur le mésothorax, le métathorax et les quatre premiers segments abdominaux.

Beaucoup de Chênes-liège sont attaqués par des *Tenthrèdes*; les larves s'établissent dans le liège mâle des jeunes arbres et y creusent leur galerie; cette galerie est à contour arrondi, mesurant 2 millimètres à $2^{mm},5$ de diamètre, elle intéresse toute l'épaisseur du liège; la nymphose a lieu à une faible distance de la surface, et l'adulte sort par un trou circulaire de $2^{mm},5$ de diamètre environ. Les larves de cette Tenthrède creusent leur galerie à l'aide de leurs mandibules 4-dentées, se joignant sur la ligne médiane ; ces dents sont en forme de pyramide triangulaire, à arête tranchante interne. Ces larves, au moment de la nymphose, sont attaquées par un parasite solitaire, un Ichneumonide, le *Spilocryptus ornatus* Grav.; la femelle de cet Insecte mesure $6^{mm},5$ de longueur et est munie d'une tarière de $4^{mm},5$; le cocon est cylindrique, arrondi aux deux bouts, et mesure 10 millimètres de longueur et $2^{mm},5$ de diamètre; c'est un cocon papyracé, de couleur jaune pâle.

Le liège attaqué par les Fourmis et celui attaqué par les Tenthrèdes sont complètement inutilisables et ne peuvent qu'être brûlés ; les Tenthrèdes paraissent d'ailleurs être peu abondantes.

D'autres Insectes s'attaquent aux jeunes feuilles et parmi ceux-ci il convient de citer la chenille polyphage de la *Porthesia chrysorrhea L.*, que nous avons eu l'occasion de rencontrer dès le mois de mai à Aïn Draham; les nids sont formés d'une toile revêtue de feuilles sèches, et situés de préférence sur les jeunes arbres ; les chenilles sortent vers la fin de mai et se mettent à dévorer les feuilles nouvelles, qui viennent de pousser; à mesure que les chenilles gran-

dissent, elles deviennent plus voraces. La nymphe se cache dans les anfractuosités de l'écorce. La *Porthesia chrysorrhea* a fait récemment des ravages assez sérieux en Tunisie; elle était relativement rare cette année.

Les chenilles de ce Papillon ont plusieurs parasites internes parmi lesquels un Braconide et un Diptère, le *Phorocera cilipeda* Rond. ; ces parasites, en causant la mort des chenilles, s'opposent à leur grande multiplication.

Galles du Chêne-liège. — Parmi les Insectes qui attaquent les feuilles, il convient de signaler ceux dont la piqûre détermine des galles; nous avons pu trouver en Tunisie un certain nombre d'Hyménoptères gallicoles qui n'y avaient pas été signalés.

1° L'*Andricus Adleri* Mayr forme des galles uniloculaires, disposées par groupes, qui intéressent les deux faces de la feuille. M. l'abbé Kieffer, qui a bien voulu déterminer ces Insectes, dit que « ces galles n'étaient connues que de *Quercus cerris*, en Autriche et en Italie »; il les a reçues de Vérone récemment, mais trop tard pour en faire mention dans la monographie des Cynipides.

Ces galles ont la forme d'une petite poire, le grand axe étant perpendiculaire au plan de la feuille ; la galle mesure $2^{mm},5$ à 3 millimètres de grand axe et 2 millimètres de petit axe ; l'adulte sort par un trou circulaire de 1/2 millimètre de diamètre, situé au pôle aigu de la galle.

L'*Andricus Adleri* pique de préférence les jeunes feuilles; on trouve cet Insecte vers le 15 mai (Col des Vents).

2° L'*Andricus grossulariæ* Giraud a été signalé en Autriche et dans l'Italie septentrionale sur le *Quercus cerris*, en Sicile et en Algérie (1) sur le *Q. suber*.

Les galles, de couleur rouge, ont le volume et la forme d'un grain de groseille; elles se forment sur les fleurs mâles du Chêne-liège, vers la fin de mai. Elles sont extrêmement abondantes à Aïn Draham.

(1) Dr P. Marchal, *Notes d'entomologie biologique sur une excursion en Algérie et en Tunisie* (Mém. Soc. zool. France, t. X, 1897, p. 16-17).

3° Le *Spathegaster glandiformis* Giraud, ou Cynips de la galle en forme de gland, apparaît en même temps que le précédent, et sur les mêmes arbres ; la galle se forme sur les fleurs mâles.

4° Le *Synophrus politus* Hartig, ou Cynips lisse, a été signalé sur le *Quercus cerris* (Autriche, Italie) et le *Q. suber* (Italie, Algérie). Il forme sur les rameaux du Chêne-liège des galles rondes, ligneuses, très dures, uniloculaires, de 6 millimètres de diamètre ; la galle est formée d'une partie ligneuse interne et d'une écorce.

Chêne zéen.

L'ennemi le plus redoutable du Chêne zéen est la larve du grand Capricorne (*Cerambyx Mirbecki* Luc.) qui creuse dans le bois des galeries très grandes ; cet Insecte cause de très grands ravages à Aïn Draham ; étant arrivé dans cette région après l'abatage du Chêne zéen, il nous a été impossible d'étudier la biologie de ce Coléoptère comme nous l'aurions voulu.

Galles du Chêne zéen. — 1° Le Cynips le plus abondant sur le Chêne zéen est le *Cynips coriaria* Haimhofen ou Cynips corroyeur, qui produit une galle multiloculaire, munie de grosses cornes ; ces galles existent en France sur le Chêne rouvre ; l'Insecte de la galle a pour parasite un Hyménoptère Chalcidien, le *Megastigmus stigmatizus* Latr., que l'on trouve également en France.

Nous avons obtenu l'éclosion d'un Lépidoptère, le *Phtoroblastis costipunctana* Hw. var. *amygdalana* Dup., dont les larves vivent aux dépens de ces galles.

2° Nous avons rapporté de nombreuses galles d'un Cynips voisin du *C. Kollari* Htg. ; ce sont de grosses galles rondes, légèrement bosselées, uniloculaires, souvent groupées par deux ou par trois. Ce Cynips a un commensal, qui vit dans la matière végétale de la galle, le *Synergus umbraculus* Oliv.

II. — Étude des Insectes qui attaquent les bois coupés.

Les bois de Chêne, sitôt leur abatage, sont attaqués par de nombreux Insectes, appartenant presque tous à l'ordre des Coléoptères.

1° Les plus nombreux appartiennent à la famille des **Longicornes** : le *Clytus arcuatus* L. est extrêmement abondant dans les bois de Chêne zéen ; le *Clytus antilopæ* est plus rare ; le *Callidium* (*Phymatodes*) *variabile* L. est encore plus abondant dans le Chêne zéen que le *Clytus arcuatus* ; le *Callidium* (*Pyrrhidium*) *sanguineum* L., également parasite du Chêne zéen, est moins commun ; nous avons trouvé quelques exemplaires de *Leptidea brevipennis*.

2° **Buprestides**. — Le *Chrysobothrys affinis* var. *heliophila* Ab. est très abondant dans les bois de Chêne zéen, de Chêne-liège et dans le Robinier faux-Acacia ; l'*Acmaeodera adspersula* Ill. attaque les racines déchaussées du Chêne-liège ; l'*Anthaxia fulgidipennis* Luc. vit dans le Chêne zéen ; nous avons trouvé, sous l'écorce du Chêne zéen, plusieurs individus d'un *Agrilus*.

3° **Bostrychides**. — Ces Insectes sont abondants dans les Chênes de Tunisie, mais peu variés en espèces : le *Xylopertha præusta* Germ. attaque les bois de Chêne zéen et de Chêne-liège ; le *Synoxylon 6-dentatum* vit dans les rameaux morts du Chêne-liège et du Figuier sauvage ; j'ai capturé trois individus du *Bostrychus capucinus* L. var. *nigriventris* Luc., sous l'écorce d'un rameau coupé de Chêne zéen, et d'autres sur l'écorce.

4° **Scolytides**. — Le *Taphrorychus villifrons* Dufour vit dans l'écorce du Chêne zéen.

5° **Élatérides**. — L'*Elater satrapa* var. *dibaphus* vit dans le Chêne zéen, mais est peu abondant.

6° On trouve, sous l'écorce du Chêne zéen, de nombreuses larves de *Temnochila* ; ces larves sont carnassières et utilisent les galeries des Insectes précédents.

Nous aurons à citer plus loin les Insectes qui vivent sous l'écorce ou dans le bois des arbres entrant en décomposition.

7° **Diptères.** — Sous l'écorce des rameaux coupés de Chêne-liège et de Chêne zéen vivent de nombreuses larves d'un Diptère, la *Laphrya* sp. (1), qui sont carnassières.

Nous allons donner quelques renseignements biologiques sur les Insectes précédents.

1° **Longicornes.** — *Ponte.* — La femelle des Longicornes est munie d'un long oviscapte formé aux dépens de l'avant-dernier segment du corps ; l'oviscapte n'est autre qu'un long tube, portant à son extrémité deux palpes bi-articulés, couverts de longs poils ayant probablement un rôle tactile ; la femelle explore l'écorce, à la recherche d'anfractuosités ou de cassures ; l'œuf est déposé au fond de ces cassures le plus profondément possible.

Cet œuf donne naissance à une petite larve qui se met à dévorer l'écorce et le liber à sa portée, puis pénètre dans le liber, et de là entre le liber et l'aubier, pour creuser sa galerie désormais entre le liber et l'aubier.

La larve du *Callidium sanguineum* arrive sous le liber en creusant dans ce dernier une galerie à section elliptique, mesurant 2/3 de millimètre de grand axe sur 2/5 de millimètre de petit axe; dans certains cas, la larve chemine quelque temps dans le liber, et pénètre très obliquement sur l'aubier; dans d'autres cas, la galerie de pénétration est à peu près normale à la surface de l'écorce, et dans ce cas le trou de pénétration est très net sur la face interne du liber (fig. 3).

La forme et la dimension des galeries creusées entre le

(1) M. L. Pandellé, à qui j'ai communiqué cet Insecte, m'écrit de Tarbes (Hautes-Pyrénées) : « La *Laphrya* d'Aïn Drabam que vous m'avez soumise se trouve ici également, où j'ai trouvé une ♀. Je n'ai pu la déterminer sûrement. Elle ressemble beaucoup à *fulva* et à *flava*, mais elle me paraît différente par sa vestiture et ses antennes. Ce Genre, comme les autres Asilides, a grand besoin d'être revisé, en scrutant les caractères sexuels, car la couleur des poils me paraît assez variable. »

liber et l'aubier varient suivant qu'on considère le *Clytus* ou les *Callidium*.

a) *Clytus arcuatus*. — La galerie du *Clytus arcuatus*, d'abord très étroite et creusée en grande partie sur la face interne du liber, ne tarde pas à accroître ses dimensions,

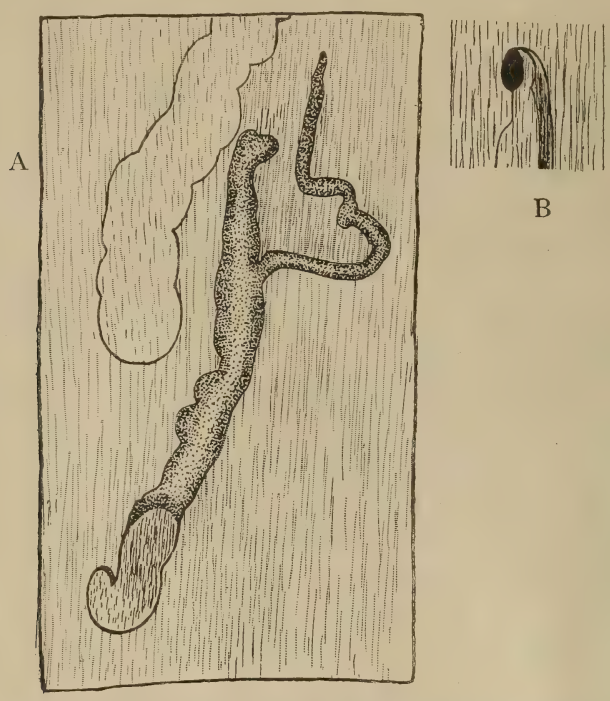


Fig. 3. — A, galeries de *Callidium sanguineum* creusées dans le liber du Chêne rouvre; B, extrémité antérieure de la galerie, plus grossie, montrant la galerie de pénétration de l'écorce vers le liber.

en même temps qu'elle intéresse également le liber et l'aubier ; cette galerie est à section elliptique ; elle peut atteindre 16 millimètres de largeur et 5 millimètres de hauteur; la larve, au fur et à mesure qu'elle creuse sa galerie, la remplit en arrière de ses excréments constitués par une sciure assez grossière ; les dégâts produits par le *Clytus* sont très importants. Parvenue au terme de sa croissance, c'est-à-dire quand elle a atteint une longueur de 26 à 27 millimètres

environ, la larve se ménage un espace pour se nymphoser, une chambre nymphale; la nymphose de cet Insecte s'effectue presque toujours dans l'aubier, ou dans le cœur du bois, quand le rameau attaqué est de faible diamètre (40 millimètres de diamètre); on trouve quelquefois, cependant, des nymphes dans une chambre ménagée sous l'écorce; la chambre nymphale n'est, dans ce cas, que l'extrémité un peu agrandie de la galerie.

Dans le cas le plus général, la larve arrivée sur le point de se nymphoser cesse de cheminer entre l'écorce et le bois,

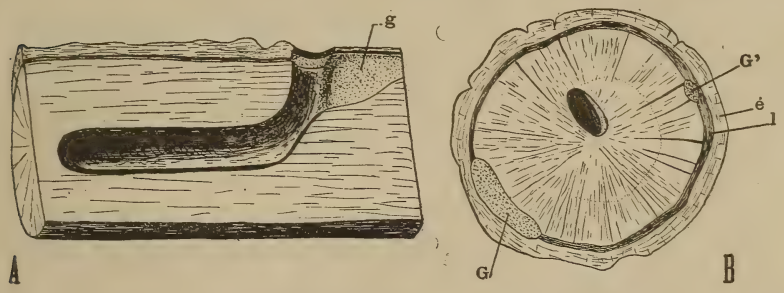


Fig. 4. — A, coupe longitudinale d'un rameau de Chêne zéen rencontrant une chambre nymphale de *Clytus arcuatus*; g, galerie de la larve; — B, coupe transversale d'un rameau présentant vers son centre une chambre nymphale de *Clytus*; G', galerie d'une jeune larve intéressant l'aubier et le liber, *l*; G, galerie d'une larve adulte, intéressant l'aubier, le liber et une partie de l'écorce.

et pénètre dans l'aubier par une galerie normale à la surface, à section elliptique, mesurant $7^{mm},5$ de grand axe sur $5^{mm},5$ de petit axe; à une distance de 20 millimètres environ de l'écorce, cette galerie se recourbe brusquement à angle droit et se continue par la chambre nymphale; le plus souvent, la chambre nymphale, dont l'axe longitudinal est parallèle à celui du rameau, fait suite à la galerie creusée entre le liber et le bois et continue sa direction; dans quelques cas plus rares, elle est rétrograde; enfin, elle n'est pas toujours située dans le secteur qui contient la galerie corticale : souvent, la larve s'enfonce d'abord normalement, puis contourne le rameau et établit sa chambre dans un secteur très éloigné du précédent. Cette chambre mesure

28 millimètres de longueur environ; elle peut atteindre 35 millimètres; la section est elliptique, les dimensions variant également entre $8^{mm},5$ et 11^{mm} pour le grand axe et 5 millimètres à $6^{mm},5$ pour le petit; l'extrémité aveugle de la chambre est recouverte d'un tampon de sciure très fine; l'extrémité en rapport avec la galerie de pénétration est bouchée par un tampon assez grossier de fibres ligneuses; la nymphe est couchée à plat, la région céphalique étant située en contact avec le tampon obturateur antérieur; la peau et les mandibules larvaires provenant de la mue sont situées entre la chrysalide et le tampon postérieur.

La larve, avant de se nymphoser, prépare son trou de sortie. Cet orifice est elliptique, les deux axes de l'ellipse ayant peu de différence dans leur longueur; les dimensions varient, comme le montrent les chiffres suivants: $6^{mm} \times 4^{mm},5$; $8^{mm} \times 6^{mm},5$; $9^{mm} \times 6^{mm},5$.

L'adulte éclôt et sort vers le milieu du mois de mai; il reste caché dans sa galerie, et n'en sort qu'aux époques chaudes de la journée.

Le *Clytus antilopæ*, plus rare, vit dans les mêmes conditions.

Les larves adultes, prêtes à se nymphoser, du *Clytus arcuatus* ne sont pas à l'abri des parasites dans leur chambre nymphale; elles servent de proie à une larve parasite externe et solitaire, celle d'un Ichneumonide, l'*Ephialtes carbonarius* Christ. La femelle de cet Insecte mesure 18 à 19 millimètres de longueur; l'organe de la ponte a des dimensions très grandes par rapport à la longueur du corps; le gorgeret et les deux stylets situés à son intérieur mesurent $27^{mm},5$; les valves, servant à guider la tarière lors de la ponte, ont leur origine située à 3 millimètres de celle du gorgeret et mesurent $25^{mm},5$; la tarière peut s'enfoncer, par suite, à 27 millimètres environ de la surface de l'écorce dans l'intérieur du bois, et l'œuf être pondu dans la chambre du *Clytus*, située, comme nous l'avons vu, à 20 millimètres environ de la surface.

b) *Callidium variabile* et *C. sanguineum*. — La galerie est creusée entre le liber et le bois; le plus souvent, la larve ne pénètre pas dans le bois, la nymphose ayant lieu sous l'écorce; dans quelques cas, cependant, elle a lieu dans l'aubier, à 10 millimètres environ de la surface. La chambre nymphale sous-corticale est établie à l'extrémité de la galerie; cependant, il peut arriver que la larve revienne en arrière et ménage une chambre à quelque distance de l'extrémité.

Les galeries et les chambres nymphales du *Callidium variabile* et du *C. sanguineum* présentent quelques caractères qui permettent de les distinguer :

1° La galerie du *C. variabile* intéresse plutôt le liber et l'écorce; elle est plus profonde que celle du *C. sanguineum*; ses parois latérales sont concaves, en sorte que la sciure est encastrée fortement, sa surface en contact avec le bois étant à peu près plane; le plafond de la galerie est lui-même concave; la galerie du *C. sanguineum* est, au contraire, à plafond plat et à bords abrupts : la sciure n'est plus encastrée latéralement dans l'écorce; de plus, sa surface en rapport avec le bois est convexe : l'empreinte en creux laissée dans l'aubier est ici beaucoup plus profonde;

2° La chambre nymphale du *C. variabile* est le plus souvent étroite, beaucoup plus longue que large ($18^{mm} \times 5^{mm},5$; $25^{mm} \times 4^{mm},5$; $25^{mm} \times 8^{mm}$; $28^{mm} \times 9^{mm}$), à bords très concaves et à fond légèrement arrondi; elle est contenue presque tout entière dans le liber et l'écorce. La chambre nymphale du *C. sanguineum* est légèrement arquée, très régulière, beaucoup moins longue que la précédente ($13^{mm},5 \times 6^{mm},6$; $13^{mm},5 \times 7^{mm}$; $18^{mm} \times 8^{mm}$; $18^{mm} \times 8^{mm},5$, etc.). Elle intéresse également le liber et l'aubier; le fond est plat, aussi bien du côté du bois que du côté du liber, les bords abrupts.

Trou de sortie. — Le trou de sortie est percé par l'adulte; il est oblique à la surface, et son calibre diminue du centre à la périphérie : au contact de la chambre nymphale, il me-

sure 7 millimètres de longueur sur $3^{mm},5$ de largeur; l'orifice externe, ovale, allongé, mesure $4^{mm},5$ sur $2^{mm},5$; ce trou externe peut atteindre $5^{mm},5$ sur 3 millimètres.

L'adulte éclôt vers le 20 mai, et se promène à la surface des troncs de Chêne.

c) *Larves des Longicornes.* — Les larves du *Clytus arcuatus*, du *Callidium variabile* et du *C. sanguineum* ont entre elles une grande ressemblance : la tête, volumineuse, présente, dans sa région antérieure ventrale, la bouche entourée de deux énormes mandibules fortement chitinisées, noires, grâce auxquelles l'animal accomplit son rude travail; la bouche est limitée supérieurement par un labre arrondi, garni de nombreux poils, et ventralement par la lèvre inférieure et les mâchoires; les mâchoires présentent une base quadrangulaire (cardo), un lobe interne garni de poils et des palpes maxillaires formés de trois articles distincts, la région d'attache n'étant pas comptée comme article ; la lèvre inférieure porte deux palpes labiaux 2-articulés, ou 3-artilés, si on compte l'article basal, soudé à celui de l'autre palpe sur la ligne médiane.

Les mandibules, situées à droite et à gauche, sont implantées d'une façon très solide. Leur forme est celle d'un solide à cinq faces, à base carrée; la face latérale externe est convexe, trapéziforme ; la face interne concave; ces deux faces se rencontrant suivant une arête tranchante, fortement chitinisée, à contour un peu arrondi, bien propre à couper le bois; la face dorsale et la face ventrale sont triangulaires; le sommet externe de la face ventrale présente une apophyse arrondie, située dans une cavité du cadre chitineux qui limite la bouche ; le sommet externe de la face dorsale présente au contraire une cavité dans laquelle entre une tête arrondie du cadre buccal, située dans le voisinage immédiat de la face interne de l'antenne ; la mandibule est ainsi solidement maintenue latéro-dorsalement et latéro-ventralement; elle ne peut tourner qu'autour d'un axe dorso-ventral, parallèle à son bord externe et situé à

une faible distance de celui-ci : les mandibules ne peuvent effectuer que des mouvements de rapprochement et d'écartement sur la ligne médiane ; leur bord externe est en rapport, en son milieu, avec une longue tige chitineuse qui s'enfonce sous le prothorax, et sur laquelle s'insèrent à 45°, et de chaque côté, des muscles allant s'attacher sur le bord postérieur de la tête, invaginé sous le prothorax ; l'action de ces muscles est d'écarter les mandibules ; la

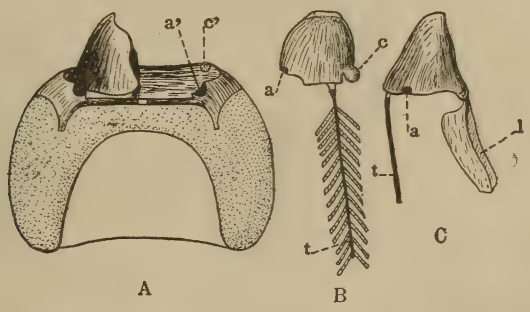


Fig. 5. — Larve du *Phymatodes variabile*. — A, tête vue ventralement ; on n'a figuré qu'une des mandibules ; B, mandibule vue du côté externe, montrant ses rapports avec la tige chitineuse *t* ; C, mandibule vue latéro-dorsalement, avec la tige chitineuse externe *t*, et la lame chitineuse *l* ; *a*, cavité de la mandibule dans laquelle entre l'apophyse *c'* ; *c*, apophyse mandibulaire entrant dans la cavité *a'* du cadre buccal.

face interne, concave, présente à sa base une lame chitineuse aplatie sur laquelle s'attachent les muscles destinés à rapprocher les mandibules ; ces muscles rapprocheurs ont une action beaucoup plus forte que les muscles écarteurs, par suite de l'éloignement du point d'application de la force qu'ils produisent de l'axe de rotation.

La région latéro-dorsale du front porte une antenne très petite, 4-articulée ; l'article basilaire de l'antenne est très long dans la larve du *Callidium sanguineum* et celle-ci est très saillante ; le second article est également allongé ; le troisième est à peu près aussi long que large ; son extrémité terminale ventrale porte du côté interne une écaille triangulaire aplatie ; l'article terminal est deux fois aussi long que large ; à son extrémité, il porte un poil assez long et

une petite écaille triangulaire ; l'antenne est aussi longue dans la larve du *Callidium variabile*, mais les deux premiers articles étant plus courts, elle est moins visible que dans la larve précédente; le troisième et le quatrième article sont au contraire plus allongés ; le troisième porte également une écaille triangulaire ; l'article terminal en est dépourvu, portant à son extrémité deux longs poils; la larve

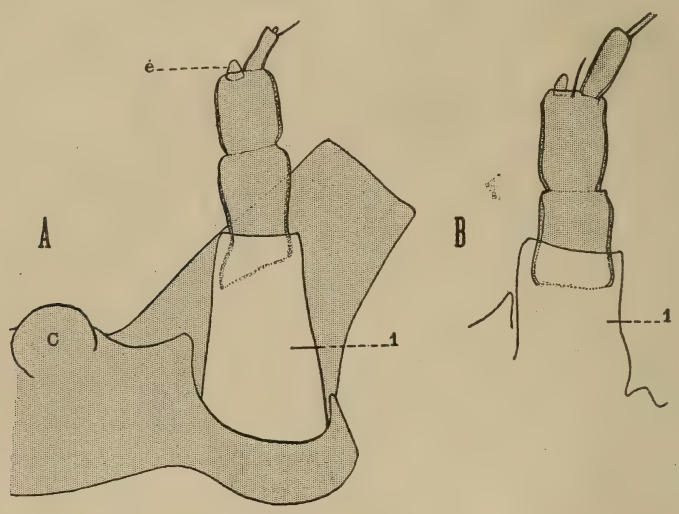


Fig. 6. — Antennes des larves des *Callidium*. — A, larve du *C. sanguineum* ; B, larve du *C. variabile*; 1, article basilaire ; *é*, écaille du troisième article ; C, apophyse du cadre buccal servant à l'articulation de la mandibule.

du *Clytus arcuatus* a des antennes peu saillantes, moins longues que celles des larves précédentes; les trois premiers articles sont sensiblement aussi longs que larges; le quatrième article est allongé, arrondi à l'extrémité.

Le corps des larves comprend treize segments, trois thoraciques, portant chacun une paire de pattes très courtes, impropres à la marche, et dix abdominaux, le dernier portant l'anus à son extrémité. La région ventrale des trois segments thoraciques et des sept premiers segments abdominaux porte des plaques tégumentaires épaissies partagées chacune en deux moitiés, une antérieure et

une postérieure, par un sillon transversal, et servant à la locomotion.

Les régions latéro-dorsales du corps portent neuf paires de stigmates, dont huit paires sont situées sur les huit premiers segments abdominaux. Dans la région dorsale postérieure, on aperçoit le rectum par transparence.

Les pattes comprennent une hanche, qui s'attache au

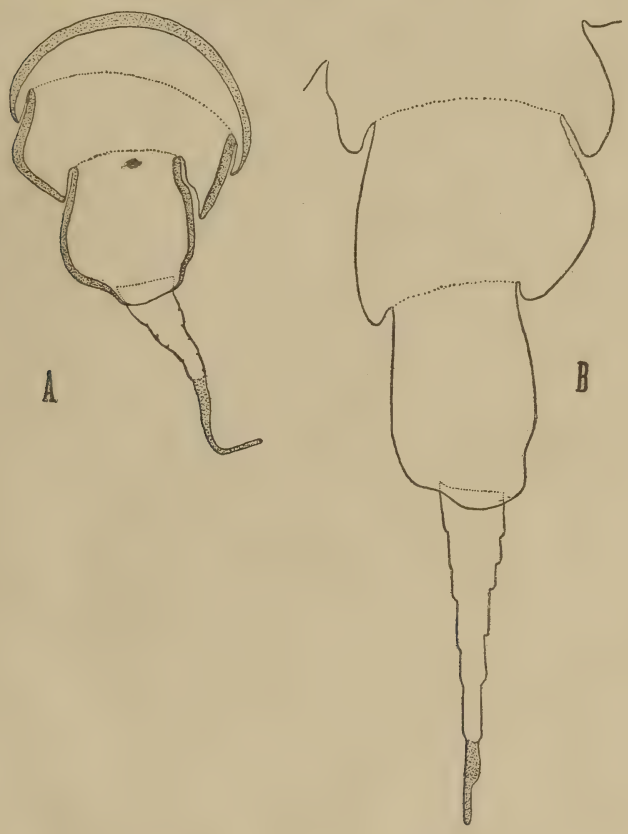


Fig. 7. — Pattes des larves des *Callidium*. — A, larve du *C. sanguineum*; B, larve du *C. variabile*.

tégument, et à la suite trois articles distincts, soit quatre articles en tout si l'on compte la hanche; ces pattes sont très écartées l'une de l'autre sur la ligne médiane; les deux

premières paires sont situées très latéralement, à peu de distance de la première paire de stigmates, soit à un niveau plus ventral que ces derniers ; la troisième paire de pattes est sensiblement à la même distance de la ligne médiane que les précédentes; les ébauches des futures pattes de l'adulte, visibles sur la face ventrale des segments thoraciques, sont au contraire très rapprochées sur la ligne médiane. La larve du *Callidium sanguineum* (1) a des pattes également écartées sur la ligne médiane ventrale, de 1/5 de millimètre environ de longueur ; la hanche et les deux articles suivants ne présentent rien de particulier ; l'article terminal est très allongé (moitié de la longueur totale de la patte), arqué, grêle ; cette forme arquée est très caractéristique ; la moitié antérieure de cet article est incolore, sa surface est sinueuse; la région terminale est testacé clair, lisse, cylindrique, arrondie à l'extrémité ; la patte de la larve du *Callidium variabile* a à peu près la même longueur que la précédente; l'article terminal, au lieu d'être grêle et flagelliforme, est massif, conique, droit dans toute sa longueur, à contour sinueux, le quart postérieur est testacé clair, le reste de l'article étant incolore. La larve du *Clytus arcuatus* a des pattes beaucoup plus allongées, atteignant 3/5 de millimètre de longueur ; la région antérieure de l'article terminal est lisse, la région postérieure est au contraire mamelonnée; l'article terminal est massif et droit.

Le tube digestif de ces larves lignivores est remarquable par sa longueur ; il est d'ailleurs bâti sur le même type dans les trois espèces que nous étudions.

L'œsophage, très court, se jette au niveau du mésothorax dans un estomac très allongé qui se poursuit jusque dans la région postérieure de l'avant-dernier segment (fig. 8), où il se recourbe, remonte jusque dans le huitième segment, se dirige de nouveau vers la région postérieure du corps ; au

(1) Goureau, *Ann. Soc. ent. France*, 2e série, t. I, 1843, p. 99.

niveau du douzième segment, l'intestin moyen se continue

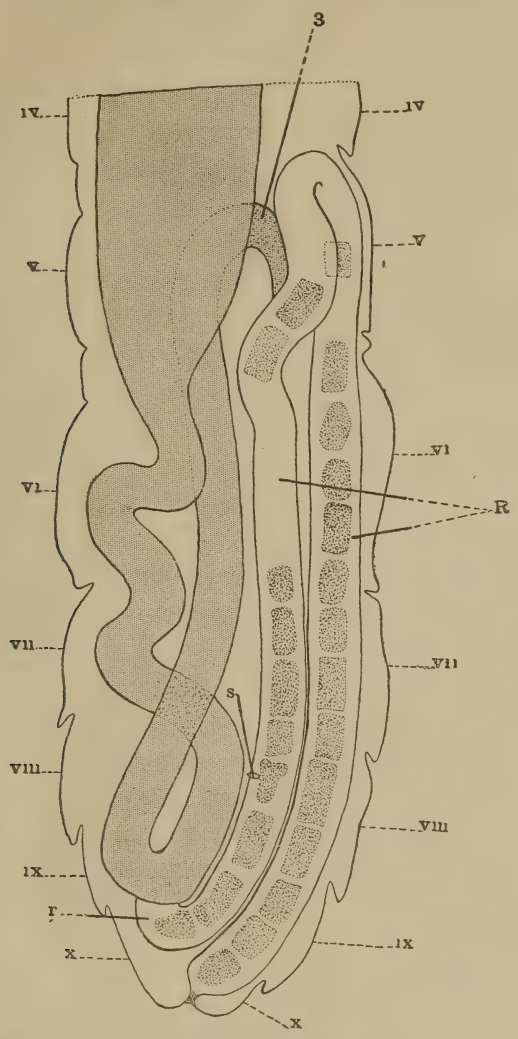


Fig. 8. — Extrémité postérieure du corps d'une larve de *Phymatodes variabile*, vue latéralement, montrant le tube digestif. (L'intestin moyen est teinté en grisé). — IV, V,.....,X, quatrième, cinquième,.....,dixième segments abdominaux ; 3, région postérieure de l'intestin moyen ; *r*, région antérieure de l'intestin postérieur faisant suite à 3 ; R, rectum, avec les excréments à son intérieur ; *s*, emplacement du dernier stigmate abdominal.

par le rectum, lequel donne insertion à un petit nombre de tubes de Malpighi ; le rectum remonte dorsalement par

rapport à l'intestin moyen jusque dans la région antérieure du huitième segment ; la région ultime du rectum court sur la ligne médiane dorsale du huitième segment jusqu'à l'anus ; les parois du rectum sont très épaisses ; les excréments y sont abondants, sous forme de petits disques cylindriques disposés en chapelet. Le tube digestif de ces larves présente en résumé quatre courbures ; sa longueur égale deux fois et demie celle du corps, le rectum ayant à lui seul une longueur égale aux quatre cinquièmes de celle du corps ; dans la région terminale du rectum débouchent des glandes rectales, tubuleuses, sinueuses, appliquées contre la surface de l'intestin postérieur. L'anus est terminal, il est limité par quatre lobes arrondis du segment anal, disposés symétriquement, deux dorsaux et deux ventraux.

L'appareil respiratoire (*C. sanguineum*) est remarquable par la richesse de ramifications des trachées. Cet appareil comprend essentiellement deux troncs trachéens longitudinaux latéraux, réunis au niveau du prothorax par une commissure dorsale, d'où partent de nombreux rameaux trachéens se rendant dans la région céphalique, et dans chacun des huit premiers segments abdominaux par une commissure latéro-ventrale ; les troncs trachéens latéraux sont en rapport avec l'extérieur par neuf paires de troncs stigmatiques s'ouvrant par des stigmates, situés, la première paire à la limite du prothorax et du mésothorax, sur les flancs, assez bas, les huit autres sur les flancs des huit premiers segments abdominaux, à un niveau légèrement plus élevé que la première paire.

Les deux stigmates antérieurs sont beaucoup plus grands que les suivants, elliptiques. Les troncs trachéens latéraux se continuent jusque dans le segment anal, où ils se résolvent en fines ramifications, sans s'anastomoser.

L'étude des larves des Longicornes nous a permis de trouver, pour chacune des trois larves qui nous occupent, des caractères suffisants pour les reconnaître.

Les chambres nymphales du *Callidium variabile* ménagées

sous l'écorce servent de refuge à d'autres Insectes, en particulier à des Hyménoptères ; le *Psen pallipes* Panz. y établit son nid ; cet Hyménoptère choisit les chambres nymphales très allongées ; les larves s'entourent chacune d'un cocon ovoïde, dirigé transversalement par rapport aux parois latérales de la galerie.

Nous avons capturé deux Osmies qui fréquentent les galeries des Longicornes, l'*Osmia Latreillei* Spinola et l'*Osmia gallarum* Spinola.

2° **Buprestides**. — La ponte des Buprestides s'effectue de la même façon que celle des Longicornes, la femelle déposant son œuf dans les anfractuosités de l'écorce.

a) *Chrysobothrys affinis* var. *heliophila* Ab.

La larve de cet Insecte vit dans les bois coupés de Chêne zéen, de Chêne-liège et dans les arbres mourants de Robinier faux-Acacia. Perris signale cette espèce en France comme vivant sous l'écorce des vieux Châtaigniers, du Chêne, du Hêtre et du Bouleau ; cet auteur note la disposition des excréments qui remplissent la galerie « en petites couches concentriques, ce qui empêche de les confondre avec des galeries de larves de Longicornes ».

Les larves de ce Bupreste vivant dans le Chêne zéen se nymphosent indifféremment dans l'écorce, quand elle est épaisse, sous l'écorce, ou à l'intérieur de l'aubier ; ce dernier cas paraît être le plus fréquent. La chambre nymphale est régulièrement elliptique, et mesure 20 millimètres de grand axe et 7 millimètres de petit axe. L'adulte perce son trou de sortie dans l'écorce ; cet orifice est elliptique, de 5 millimètres de grand axe sur $2^{mm},5$ de petit axe.

L'éclosion a lieu vers le 20 mai ; l'adulte est fréquent en forêt, sur l'écorce des gros Chênes zéens, dans les endroits ensoleillés.

La larve du *Chrysobothrys* vivant dans le Chêne-liège creuse sa galerie entre le liber et l'aubier, cette galerie intéressant beaucoup plus le liber que l'aubier ; la chambre nymphale, elliptique, est ménagée dans le liber ; l'adulte

perce l'écorce pour sortir; le *Chrysobothrys* attaque les rameaux de faible diamètre (3 à 4 centimètres de diamètre), dont la couche subéreuse est peu épaisse.

b) *Acmaeodera adspersula* Ill. — Ce Bupreste, beaucoup plus petit que le précédent, est très abondant dans les racines déchaussées de Chêne-liège ; il attaque également, mais plus rarement, des rameaux de très faible diamètre (10 à 15 millimètres). Lors de la construction des sentiers forestiers, un certain nombre de grosses racines se sont trouvées mises à nu, et ont été attaquées.

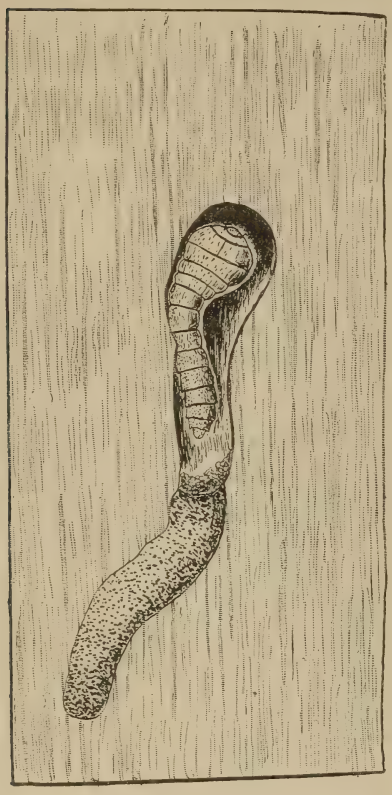


Fig. 9. — Larve d'*Acmaeodera adspersula* creusant sa galerie dans le bois d'une racine de Chêne-liège.

L'œuf, pondu dans les anfractuosités de l'écorce, donne une larve qui ne tarde pas à pénétrer à l'intérieur du bois.

La galerie est très sinueuse, à section elliptique, de 3 millimètres de largeur sur 2 millimètres de hauteur environ, et remplie par les excréments disposés en couches concentriques ; la larve se rapproche de l'écorce pour se nymphoser; la nymphose a lieu soit sous l'écorce, soit le plus souvent à l'intérieur du bois, la nymphe étant située à quelques millimètres de l'écorce (3 à 6 millimètres) ; la chambre nymphale mesure 9 millimètres de longueur, 3 millimètres de largeur et 2 millimètres de hauteur; son grand axe est dirigé suivant l'axe longitudinal de la racine.

L'adulte creuse une galerie de sortie, circulaire, de $2^{mm},25$ de diamètre, à peu près normale à la surface de l'écorce ; le trou de sortie est circulaire. Ces Buprestes sont très nombreux dans la même racine, de sorte qu'à leur éclosion (1er juin) celle-ci est entièrement criblée de trous. L'adulte se réfugie dans sa galerie quand le temps est sombre.

La chambre nymphale et la galerie de sortie de l'*Acmaeodera* ne restent pas inoccupées quand ce dernier est mort, après avoir pondu dans une autre racine ; on y trouve une véritable légion d'Insectes, et ce fait est d'autant plus intéressant à noter qu'un certain nombre de ceux-ci n'ont pas été signalés comme appartenant à la faune tunisienne.

Deux Hyménoptères y établissent leur nid : l'*Osmia gallarum* Spinola et l'*Heriades truncorum* ; au fond de la galerie nymphale se trouve le cocon papyracé de ces Insectes.

Un grand nombre de Chrysides se réfugient dans cette galerie pour y passer les jours sombres et la nuit ; ces Chrysides entrent à reculons, la tête étant située du côté de l'orifice. M. Robert du Buysson a bien voulu examiner ces Insectes et m'indiquer les espèces non signalées en Tunisie.

1° *Chrysis Leachii* Schück. est une espèce non encore signalée en Afrique ; les espèces suivantes sont nouvelles pour la faune tunisienne, ayant été capturées seulement en Algérie (1) :

2° *Chrysis dichroa* Dhb. var. *minor* Mocs. (Alger) ;
3° — *succincta* L. (Alger, Mustapha, Oran) ;
4° — *bidentata* L. var. *pyrrhina* Dhb. (Tébessa, Bône) ;
5 — *interjecta* Buyss. (Biskra) ;
6° — *semicincta* Lepell. (Alger, La Calle) ;

D'autres espèces sont déjà connues en Algérie et en Tunisie :

(1) Robert du Buysson, *Synopsis des Hyménoptères de la famille des Chrysidides appartenant à la faune Barbaresque* (Bull. Assoc. française pour l'avancement des sciences, Congrès de Carthage, 1896, p. 467-471).

7° *Chrysis Saussurei* Chevr. ;
8° — *cyanea* L. (répandue) ;
9° — *splendidula* Dhb. (répandue) ;
10° *Hedychridium minutum* Lep. var. *reticulatum* Ab.

Toutes ces Chrysides sont de petite taille, à cause du diamètre des galeries ; la *Chrysis ignita* L., très répandue en Tunisie, choisit comme refuge des trous plus grands, en particulier ceux creusés par le *Clytus arcuatus* dans le Robinier faux-Acacia.

L'*Acmaeodera adspersula* ne paraît pas causer au Chêne-liège des dégâts considérables, car il n'attaque que les racines mises à nu, par suite de circonstances accidentelles.

c) *Larves des Buprestides.* — Perris (1) a décrit les larves du *Chrysobothrys affinis* et de l'*Acmaeodera adspersula*.

Ces larves, et particulièrement la première, sont remarquables par le développement très grand du prothorax ; les mandibules sont implantées de la même façon que celles des larves des Longicornes ; leur fonctionnement, leurs muscles moteurs sont identiques.

Les stigmates sont au nombre de neuf paires ; l'appareil respiratoire de la larve du *Chrysobothrys* ne présente rien de particulier ; dans celle de l'*Acmaeodera adspersula*, les troncs trachéens longitudinaux latéraux réunis dans la région antérieure du corps (prothorax) par une commissure supra-œsophagienne, et dans le mésothorax et les huit premiers segments abdominaux par une commissure latéro-ventrale, sont renflés en grosses ampoules oviformes dans chacun des segments cinquième à dixième du corps, les troncs stigmatiques prenant naissance en avant de l'ampoule du segment correspondant ; dans la très jeune larve, ces ampoules n'existent pas.

La commissure supra-œsophagienne est également fortement dilatée et donne naissance à des rameaux prothoraciques et céphaliques superficiels.

(1) Ed. Perris, *Larves des Coléoptères*. Paris, 1877.

Les troncs latéraux ne se réunissent pas dans la région postérieure du corps.

L'armature buccale des larves des Buprestides est aussi puissamment conformée que celle des Longicornes pour accomplir son rude travail ; les mandibules, bidentées à l'extrémité, ont la même forme que celles des larves des Longicornes ; l'articulation est la même ; dorsalement la mandibule présente une cavité dans laquelle entre une tête arrondie du cadre buccal ; ventralement, elle présente une apophyse arrondie entrant dans une cavité du cadre buccal ; la face interne est en rapport avec deux longues tiges chitineuses, qui s'enfoncent jusque dans la région postérieure de la tête ; à ces tiges s'attachent, à 45°, des muscles qui vont s'insérer d'autre part à la région postérieure de la tête ; celle-ci est invaginée presque tout entière sous le prothorax, et cette disposition a pour effet d'augmenter la solidité générale.

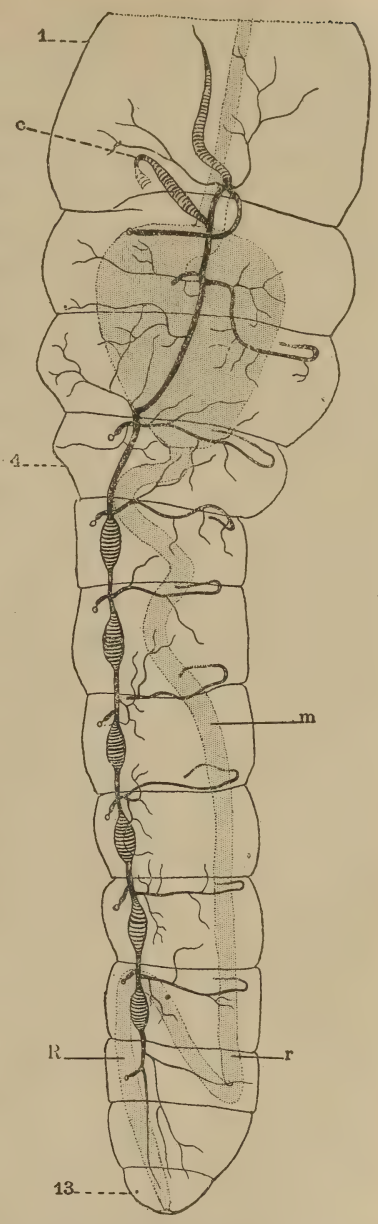


Fig. 10. — Larve d'*Acmaeodera adspersula* vue latéralement ; la tête n'est pas figurée ; le tube digestif est teinté en grisé, l'appareil trachéen en noir. — 1, prothorax ; 4, premier segment abdominal ; 13, segment anal ; *c*, commissure trachéenne prothoracique ; *m*, intestin moyen ; *r*, région antérieure de l'intestin postérieur ; R, rectum.

Tube digestif. — Larve de l'*Acmaeodera.* Le tube digestif est coloré en brun par suite de la présence des aliments; l'œsophage, de fin calibre, s'étend jusque dans la région antérieure du mésothorax ; à la suite vient un énorme jabot, en forme de poire, à parois musculaires très développées, qui s'étend de la région moyenne du mésothorax à la région moyenne du premier segment abdominal; le jabot se continue par un estomac cylindrique, allongé, s'étendant en ligne droite jusque dans le onzième segment du corps ; à l'endroit où le jabot se continue par l'estomac se jettent deux glandes tubuleuses, qui remontent horizontalement, accolées au jabot, jusque dans la région antérieure du prothorax.

Au niveau de la région antérieure du onzième segment, l'intestin moyen se jette dans le rectum ; celui-ci donne insertion, en cet endroit, à un petit nombre de tubes de Malpighi ; l'intestin postérieur va jusque dans la région terminale du onzième segment, et là se recourbe, se dirigeant obliquement vers la face dorsale antérieure du dixième segment, où il se recourbe de nouveau, pour se continuer vers l'arrière, jusqu'à l'anus, sur la ligne médiane ventrale des dixième, onzième, douzième et treizième anneaux ; cette région ultime du tube digestif est visible par transparence quand on examine la face dorsale du corps de la larve. L'anus est terminal, limité par deux lobes latéraux.

Larve du *Chrysobothrys affinis.* — Le tube digestif de ce Bupreste est semblable à celui de l'*Acmaeodera* : l'œsophage se jette dans un jabot musculeux situé dans le prothorax ; l'estomac, allongé, cylindrique, se continue par le rectum dans le dixième segment; les tubes de Malpighi sont au nombre de six; le rectum se recourbe deux fois, sa région postérieure étant située dorsalement.

Ennemis des larves des Longicornes et des Buprestides.

Les larves des Insectes dont nous venons de parler, bien que cachées sous l'écorce ou à l'intérieur du bois, ne sont

pas à l'abri des attaques des Hyménoptères entomophages ; nous avons signalé plus haut (page 12) un *Ephialtes* parasite du *Clytus arcuatus* ; nous allons examiner les parasites des larves du *Callidium variabile* et du *Chrysobothrys affinis*. Nous n'avons pas trouvé de parasites des larves adultes de l'*Acmaeodera adpersula*.

Nous avons publié (1) récemment des observations sur le mode de ponte et la biologie des Hyménoptères qui vivent, dans leurs premiers états, aux dépens des larves ou des nymphes des Coléoptères Longicornes ennemis des bois de Chêne ou de Pin de la France centrale et septentrionale : *Callidium sanguineum*, *C. variabile*, ennemis du Chêne ; *Acanthocinus* (*Astynomus*) *ædilis* et *Criocephalus rusticus*, ennemis des Pins (Champagne).

Les larves du *Callidium variabile* et du *C. sanguineum* vivant dans les Chênes de notre pays (forêts des environs de Paris, du Morvan, de l'Yonne, de l'Aube, de la Bourgogne, de la Marne et des Ardennes) ont, entre autres parasites, un Braconide social, le *Doryctes gallicus* Rheinhard. Je n'ai pas rencontré cet Insecte en Tunisie.

1. — Les larves adultes du *C. variabile* et celles du *Chrysobothrys affinis*, vivant dans le Chêne zéen (2), ont deux parasites sociaux.

a) Le premier est un Braconide appartenant à la tribu des Spathiidés, le *Spathius rubidus* Rossi var. *erythrocephalus* Wesmaël, dont les cocons fusiformes, disposés côte à côte, ressemblent à ceux du *Doryctes gallicus* ; il y a cinq à six de ces parasites autour d'une même larve de Coléoptère et parmi eux, il y a un mâle et plusieurs femelles. La larve de ce Bra-

(1) *Bull. du Muséum*, 1898, n° 8, p. 354-359.

(2) Nous faisons cette remarque parce que nous n'avons pas rencontré, dans le Chêne-liège, les Braconides dont nous allons parler; ce n'est pas que les larves de *Chrysobothrys affinis* vivant sous l'écorce du Chêne-liège n'aient pas de parasites : plusieurs fois nous avons rencontré dans les chambres nymphales de cet Insecte un cocon fusiforme, blanc, renfermant une larve, et même, dans un cas, deux larves dans le même cocon ; mais nous n'avons pu mener le parasite jusqu'à l'éclosion ; ce parasite est d'ailleurs un Braconide.

conide, parasite externe, est identique à celle du *Doryctes gallicus* (1). La première éclosion a lieu vers le 25 mai.

b) Le second parasite social est un Braconide de la tribu des Doryctidés, que M. le Rév. T.-A. Marshall, à qui je l'ai communiqué, a décrit (2) récemment sous le nom de *Doryctes liogaster* Marsh. Les larves de cet Insecte sont appliquées le long du corps de l'hôte (larve du *C. variabile* ou larve du *Chrysobothrys affinis*) et en nombre variable : 2, 3, 4, 5 ou 6, ce dernier nombre étant un maximum ; elles sont identiques à celles du *Doryctes gallicus*, à part leur taille plus grande ; l'appareil trachéen est absolument le même.

On trouve ces larves en pleine activité, dévorant leur hôte, dès le 15 mai ; la ponte a lieu par conséquent dès les premiers jours de ce mois ; l'évolution de ces parasites est très rapide : le 1er juin suivant les adultes étaient éclos (trois individus, dont un mâle et deux femelles).

L'adulte se promène à la surface des troncs de Chêne ; on le trouve dès les premiers jours du mois de mai ; il y a plusieurs générations estivales.

Les cocons, disposés côte à côte, sur plusieurs rangs, sont de couleur brunâtre pâle, cylindriques ; dans quelques cas ils sont disposés sur un rang et deviennent quadrangulaires par pression réciproque ; dans chaque groupe de cocons il y a généralement un mâle et plusieurs femelles.

Le trou de sortie, circulaire, de 1 millimètre à 1mm,5 de diamètre, est unique pour l'ensemble des individus issus d'un même groupe de cocons et est percé par ces Insectes ; j'ai cependant constaté ce fait de deux *Doryctes liogaster* éclos de deux cocons situés côte à côte et ayant creusé chacun leur trou de sortie ; mais c'est là un fait très rare que nous signalons en passant comme une variante dans les habitudes de cette espèce.

(1) L.-G. Seurat, *Contributions à l'étude des Hyménoptères entomophages* (Ann. Sc. nat., 1899, 8e série, t. X, p. 76-86 ; pl. I, fig. 10).

(2) T.-A. Marshall, *Description de Braconides* (Bull. du Muséum, 1899, n° 7, p. 372).

2. *Parasites solitaires.* — Le *C. variabile* vivant dans le Chêne zéen est parasité par l'*Helcon tardator* Nees; cet Insecte paraît être commun à Aïn Draham ; nous avons trouvé son cocon, renfermant une nymphe mâle très avancée, dans une chambre nymphale de *C. variabile* ménagée dans l'aubier, à $7^{mm},5$ de distance du liber, soit à 10 millimètres environ de la surface de l'écorce. Ce cocon est bistre, aplati, de 7 millimètres de longueur, sur $4^{mm},5$ de largeur et 2 millimètres de hauteur ; les deux extrémités sont légèrement arrondies.

Nous avons signalé l'*Helcon tardator* comme très abondant dans les forêts des environs de Paris, où il est parasite du *C. sanguineum* (1).

Nous avons trouvé jusqu'ici des Insectes se rapprochant de ceux trouvés par nous en France dans le Chêne. — Les larves du *C. variabile* et du *Chrysobothrys affinis* ont un autre parasite solitaire très commun, que nous n'avons jamais trouvé dans les mêmes conditions en France; on trouve souvent, dans la chambre nymphale de ces Insectes, un gros cocon en forme de gabarre ou de cercueil; ces cocons, à l'éclosion, m'ont donné un Braconide que M. le Rév. Marshall a décrit en même temps que le *Doryctes liogaster* sous le nom de *Cœloïdes* (sect. *Atanycolus*) *tunetensis* Marsh. En 1898, lors d'un voyage en Champagne (juin à octobre), j'avais trouvé des cocons absolument identiques dans les chambres nymphales de l'*Acanthocinus œdilis* L. et du *Criocephalus rusticus*, Longicornes qui vivent dans les bois de Pin; ces cocons étaient ceux d'un *Cœloïdes* très voisin du précédent, le *Cœloïdes* (sect. *Atanycolus*) *Neesi* Marsh. (1). Il est intéressant d'avoir à signaler un tel rapprochement entre les Braconides des Pins de Champagne et ceux des Chênes de la Tunisie, d'autant plus qu'on ne trouve pas ces formes dans les bois de Chêne de la première de ces régions.

(1) *Bull. du Muséum*, 1898, n° 8, p. 369.

Le *Cœloïdes tunetensis* est parasite des larves adultes qu'il dévore, en laissant la peau et les parties chitineuses. L'adulte perce un trou de sortie circulaire, de 1 millimètre de diamètre ; on le rencontre dès les premiers jours du mois de mai.

Étude de la « Laphrya sp. ».

Les larves de ce Diptère sont très abondantes sous l'écorce des rameaux de Chêne zéen et du Chêne-liège habités par des larves de Longicornes et de Buprestides ; nous en avons trouvé quelques-unes dans l'aubier du Chêne zéen. Elles possèdent une armature buccale qui leur permet de creuser une galerie sous l'écorce et même d'attaquer le liber ou l'aubier ; les mâchoires, qui portent un palpe bi-articulé sont fortement chitinisées et conformées comme des mandibules. Léon Dufour (1), à propos de la *Laphrya aurigera*, dit que la larve se nourrit exclusivement de bois en décomposition ; il a d'ailleurs trouvé cette larve sous l'écorce des Chênes morts.

Les faits observés par nous en Tunisie permettent de fixer certains points de la biologie de ce Diptère. La larve de la *Laphrya* n'a pas de galerie propre : elle chemine sous l'écorce, en utilisant des galeries d'autres Insectes ; elle est toutefois capable de passer d'une galerie à une autre, en détruisant les parois communes. Cette larve, de même que celle de la *Laphrya aurigera* porte sur les six premiers segments abdominaux des mamelons qui lui permettent de se déplacer. Parvenue à l'état adulte, elle se ménage sous l'écorce un véritable nid pour se nymphoser, ce nid étant fait de fibres ligneuses et libériennes entrelacées. Il faut noter ce fait important que ce nid est toujours situé dans une galerie d'un autre Insecte, ou contigu à une chambre nymphale. L'examen des pièces que nous avons rapportées

(1) L. Dufour, *Recherches sur les métamorphoses des Asiliques* (Ann. Sc. nat., 3e série, t. XIII, 1850, p. 143).

de Tunisie démontre que la larve de la *Laphrya* dévore les larves lignivores :

1° Un nid renfermant une nymphe est établi dans une galerie de Bupreste (*Chrysobothrys affinis*). Or, au milieu de la sciure environnante, on retrouve les restes, c'est-à-dire la peau et l'armature buccale, de deux larves de Buprestes, situées à quelque distance l'une de l'autre; la larve du Diptère, après avoir dévoré le premier hôte dans sa galerie, a atteint la galerie voisine et en a dévoré un second, puis elle s'est nymphosée.

2° Beaucoup de nids de nymphes de *Laphrya* sont établis dans des chambres nymphales de Buprestes; ici, c'est la larve adulte ou la nymphe qui a été dévorée.

3° Une larve de *Laphrya* avait effectué sa nymphose dans une chambre nymphale de *Clytus arcuatus* ménagée dans l'aubier, à 20 millimètres de l'écorce; la larve du Diptère avait bouché l'extrémité libre de la galerie avec un tampon de fibres ligneuses arrangées d'une autre façon que dans celui du *Clytus*.

La larve, ayant achevé de construire son nid pour se nymphoser, perce le trou destiné à la sortie de l'adulte, et le bouche ensuite avec un tampon de fibres ligneuses ou libériennes; ce trou est circulaire et mesure $2^{mm},5$ de diamètre.

La larve peut creuser une galerie assez longue dans du liège : une de nos larves, mise dans une boîte liégée, a fait un trou dans ce liège, puis y a creusé une galerie arrondie dans laquelle elle s'est nymphosée, après avoir creusé un trou de sortie, bouché d'ailleurs avec de la sciure de ce liège ; l'éclosion a eu lieu normalement.

Le tube digestif de cette larve n'a plus la longueur démesurée de celui des larves lignivores : il est droit, d'un bout à l'autre du corps; l'anus est situé dorsalement.

Les faits qui précèdent montrent que si la larve de la *Laphrya* est capable de travailler le bois et le liber, elle ne se sert de cette faculté que pour cheminer plus aisément sous l'écorce, à la recherche des larves des Xylophages.

3° Bostrychides. — *Xylopertha praeusta* Germ. — Cet Insecte est extrêmement abondant dans les rameaux coupés de Chêne zéen de faible diamètre; généralement le même rameau renferme de nombreuses larves, de sorte que lors de l'éclosion des adultes, il apparaît criblé de trous circulaires de $2^{mm},25$ à $2^{mm},5$ de diamètre.

La larve vit dans le bois, y creusant une galerie à section rigoureusement circulaire, de 3 millimètres de diamètre, simple, dirigée le plus souvent suivant l'axe du rameau; quand elle quitte cette direction, c'est pour rebrousser chemin et creuser une galerie parallèle à la précédente, mais dirigée en sens inverse. La larve se rapproche de la surface pour se nymphoser ; la chambre nymphale, dirigée parallèlement à l'axe longitudinal du rameau, mesure $12^{mm},5$ de longueur; elle est à section circulaire et mesure 3 millimètres de diamètre; cette chambre est creusée dans l'aubier, à $3^{mm},5$ de l'écorce, soit à 7 millimètres de la surface environ.

L'adulte, à son éclosion, creuse une galerie de sortie à peu près normale à la surface de l'écorce; l'éclosion a lieu vers le 20 mai; cet Insecte vole très bien, et sort aux époques chaudes de la journée; quand il fait sombre, il se réfugie dans sa galerie, y entrant à reculons.

Le *Xylopertha praeusta* s'attaque également aux rameaux morts ou coupés de Chêne-liège; un de ces arbres, situé au Col des Vents, ayant eu la cime cassée, avait été attaqué par cet Insecte : les rameaux morts seuls étaient habités; la larve creuse une galerie située à peu près au centre du bois, bien que ce bois soit extrêmement dur.

Les rameaux morts de très faible diamètre (8 à 10 millimètres) sont attaqués par le *Synoxylon sex-dentatum*, espèce très répandue; je n'ai toutefois pas rencontré ce Bostrychide dans le Chêne zéen, mais dans le bois coupé de Figuier sauvage, où il est très abondant.

J'ai pu recueillir quelques larves de *Xylopertha praeusta*, que j'ai remises à M. P. Lesne, qui se propose d'en faire une

étude détaillée ; je n'ai pas trouvé de parasites de ces larves, malgré mes recherches.

4° Scolytides. — Le *Taphrorychus villifrons* Dufour est un petit Insecte de 3 millimètres de longueur à peine; sa larve vit dans les écorces épaisses du Chêne zéen, y creusant une galerie parallèle à la direction des fibres, qui intéresse le liber et l'écorce, de 1 millimètre de diamètre; la chambre nymphale, située à l'extrémité de la galerie, mesure 4 millimètres de longueur à peine ; le trou de sortie est circulaire, mesurant 1 millimètre de diamètre ; ces larves sont très abondantes sous la même écorce, de sorte que celle-ci est sillonnée de nombreuses galeries parallèles.

Nous avons terminé l'étude des Insectes qui attaquent les bois coupés; comme on le voit, ces Insectes font des dégâts assez considérables ; tous ont besoin, pour pondre leur œuf, d'une surface crevassée présentant des anfractuosités, et l'écorce remplit très bien cette condition ; la nécessité de la présence de l'écorce pour la ponte indique immédiatement la façon de préserver le bois de ces attaques : il suffit de l'écorcer immédiatement après l'abatage.

Les bois de Chêne zéen et de Chêne-liège ayant subi les attaques des divers Insectes précédents sont creusés de nombreuses galeries, et ne vont pas tarder à se détruire rapidement, sous l'action de l'humidité et de nombreux animaux. Nous avons pu recueillir sous l'écorce du Chêne zéen et du Chêne-liège commençant à se décomposer des quantités d'Arthropodes, dont la plupart, par leur travail incessant et surtout leur nombre, se chargent de hâter cette décomposition.

Les Myriapodes y sont très abondants, représentés par des Iules et des Glomérides ; il y a de nombreuses Araignées : la *Zoropsis ochreata* C. Koch y établit son nid.

Les divers ordres d'Insectes y sont représentés, les Thysanoures par des Lépismes, les Orthoptères par des Termites, qui sont d'une abondance extrême. Un Microlépidoptère, la *Tinea ankerella* Mann, vit sous l'écorce du Chêne-

liège coupé et tombé à terre; cet Insecte a été signalé en Hongrie dans le bois pourri.

Les Coléoptères sont nombreux dans le bois pourri de Chêne zéen : nous avons capturé l'*Adelocera carbonaria*, le *Tenebroïdes maroccanus*, un *Dorcus*, des larves de *Temnochila*, etc.

Les Fourmis sont abondantes et appartiennent à plusieurs espèces ; on trouve souvent sous l'écorce du Chêne zéen le *Cremastogaster scutellaris*, dont nous avons parlé à propos du Chêne-liège.

Beaucoup de Fourmis établissent leur nid sous l'écorce du Chêne zéen : nous avons observé dans ces conditions le *Lasius niger* L. race *alienus* Förster, le *Plagiolepis pygmea* Latr., et le *Leptothorax Rottenbergi* Em. ; le *Plagiolepis pygmea* établit également son nid sous l'écorce des rameaux de Chêne-liège tombés à terre depuis quelque temps.

Nous avons terminé l'étude que nous nous étions proposée ; nous avons eu l'occasion, à plusieurs reprises, de mentionner des Insectes nouveaux pour la faune tunisienne, et même des espèces non décrites; nous pensons également avoir précisé quelques points de la biologie des Xylophages et de leurs ennemis ; leurs habitudes avaient besoin d'être observées de nouveau. Il reste malheureusement beaucoup à faire, et il serait utile d'observer en détail les mœurs de quelques Insectes causant de grands dégâts aux forêts, celles du *Cerambyx Mirbecki* en particulier.

SUR UNE NOUVELLE ESPÈCE

DU

GENRE PROCERASTEA LANGERHANS

L'ÉVOLUTION ET LES AFFINITÉS DE CE GENRE

Par M. CH. GRAVIER

I

Description de la Procerastea Perrieri n. sp.

(Pl. I, fig. 1-17.)

Dans les matériaux provenant d'un dragage effectué le 31 août 1899 dans la baie de la Hougue (région du Petit-Nord), j'ai recueilli quatre individus d'une espèce nouvelle de Syllidiens appartenant au genre *Procerastea* (1) Langerhans (**84**). Chacun de ces individus se compose de deux parties nettement distinctes : 1° une partie antérieure, ou la souche ; 2° une partie postérieure, ou le stolon sexué. Les stolons sexués, tous du sexe mâle, se trouvent être à des stades différents les uns des autres de maturité et méritent chacun une mention spéciale ; quant à la souche, elle présente des caractères constants qui seront décrits en premier lieu. L'un des exemplaires auquel il ne manque probablement que les cirres anaux, ou, en tout cas, qu'un très petit

(1) Les nombres placés entre parenthèses et en caractères gras, à la suite des noms d'auteurs, correspondent aux numéros d'ordre de l'index bibliographique, p. 49.

nombre de segments postérieurs, mesure 8 millimètres de longueur, $0^{mm},30$ de largeur et compte 48 segments sétigères. Un second exemplaire, incomplet, a $10^{mm},5$ de longueur avec 46 segments sétigères. Un troisième exemplaire, auquel il manque également un certain nombre de segments postérieurs, a une longueur de 11 millimètres, une largeur (maximum) de $0^{mm},35$ et compte 55 sétigères. Enfin, le quatrième exemplaire, le seul complet, et non le plus voisin de l'état de maturité sexuelle, mesure $14^{mm},5$ de longueur, avec 61 segments sétigères. Dans chacun des individus, les 13 premiers sétigères appartiennent à la souche ; tous les autres segments forment le stolon sexué, toujours unique. Le corps tout entier, de forme très grêle, est d'un vert peu foncé, sans aucune ornementation spéciale.

I. *Souche.* — Le prostomium arrondi en avant (fig. 1), un peu plus large que long, n'est séparé en arrière du reste du corps par aucune délimitation nette. Les yeux sont fort développés ; ceux d'une même paire sont largement séparés l'un de l'autre ; mais, de chaque côté, l'œil antérieur et le postérieur sont presque au contact l'un de l'autre. Les lentilles sont volumineuses et très saillantes ; celles des yeux antérieurs (fig. 2) ont leur axe dirigé en avant ; celles des yeux postérieurs (fig. 3) sont orientées latéralement ; elles sont entourées à leur base d'une couronne pigmentaire brun foncé.

Les trois antennes sont relativement puissantes, longues et massives ; un peu étranglées à leur base, elles conservent sensiblement le même diamètre jusqu'à leur extrémité arrondie ; la médiane, insérée en avant des yeux antérieurs, peut couvrir les trois premiers sétigères ; les deux latérales, un peu plus courtes, sont fixées sur le bord antérieur du prostomium et tout près l'une de l'autre. Les palpes ne sont aucunement visibles sur la face dorsale.

Le corps s'élargit immédiatement en arrière du prostomium. Les deux cirres tentaculaires sont insérés de chaque côté au niveau de la partie postérieure du prostomium, sur

un premier segment, non sétigère. Ces deux appendices ont la même apparence, mais sont beaucoup plus courts que les antennes; le dorsal est un peu plus long que le ventral. Le cirre dorsal du second segment, premier sétigère, est inséré plus haut que les appendices du premier segment; ces cirres sont légèrement renflés en massue au-dessous de leur extrémité. Il n'existe pas plus de séparation apparente entre le second segment et le premier, qu'entre celui-ci et le prostomium. Cette absence, ou, tout au moins, cette atténuation de la délimitation des segments porteurs de cirres tentaculaires se remarque également chez les Phyllodociens. Du reste, chez la larve de Phyllodoce, on observe, en arrière de la couronne ciliée, une large bande insegmentée (*Agassiz's shield*, Claparède et Metschnikoff, **69**), qui semble correspondre à cette région située immédiatement en arrière du prostomium, comprenant les deux ou trois premières paires de pieds primitifs de l'embryon, et que Giard (**86**) appelle l'*archipodium*.

Les segments suivants, au moins dans la partie antérieure du corps, ou, plus exactement, dans le stolon, ne portent plus ni cirre dorsal, ni cirre ventral. Leur longueur s'accroît progressivement d'avant en arrière, de façon à atteindre son maximum du 10me au 12me segment, où elle est presque égale à la largeur; les segments renflés dans leur région médiane sont séparés par des constrictions régulières (fig. 1).

Le parapode, réduit ici à son plus grand état de simplicité, est constitué uniquement par un mamelon sétigère conique assez peu saillant, situé dans la région médiane et renflée de chaque segment et traversé par un acicule droit. Les parapodes du premier sétigère sont insérés immédiatement au-dessous du cirre dorsal du 2me segment, tout près de la face ventrale un peu aplatie dans cette région antérieure située un peu en arrière de l'orifice étroit de la trompe; au-dessus de celui-ci, on n'observe aucune trace de séparation des palpes (fig. 4). Les mamelons sétigères des autres seg-

ments remontent peu à peu sur les côtés pour prendre leur position normale au 7me sétigère.

Les soies sont de formes extrêmement variées : les unes sont simples, les autres sont composées.

Parmi les premières, il en est qui sont formées par une hampe droite renflée à son sommet, avec deux pointes recourbées, dont une plus longue (fig. 5) ; certaines de ces soies (fig. 6), de même forme que les précédentes, ont une hampe plus épaisse terminée par deux pointes plus courtes et plus trapues. D'autres soies se rapportant à ce type se rencontrent dans un très grand nombre de segments (fig. 7) ; elles sont légèrement dilatées au sommet avec deux pointes brèves, inégales, recourbées l'une vers l'autre. Un autre type de soies simples bien différentes des précédentes a une hampe droite (fig. 8) un peu renflée au sommet, qui est couvert de petites saillies régulières, et latéralement un petit prolongement fin et rectiligne analogue à celui que présentent les soies de beaucoup d'Autolytés.

Les soies composées ne sont pas plus uniformes. Les unes (fig. 9) ont une hampe droite renflée au sommet, avec un rostre saillant, pointu, un peu recourbé, au-dessous duquel on remarque une série de petites aspérités et une serpe très courte et arquée. Les autres (fig. 10) ont une hampe un peu recourbée, avec un rostre saillant couvert de dents, dont une plus développée ; la serpe également arquée est encore plus réduite que dans le type précédent.

Les deux premiers sétigères sont formés chacun d'une dizaine de soies simples des types 5 et 6 et d'une du type 8 ; celle-ci manque chez certains individus au 2e sétigère. Les soies composées font leur apparition dès le 3e sétigère. Les soies 5 et 6 ne s'observent que dans les trois premiers sétigères ; au delà, elles disparaissent, et on ne rencontre plus que quelques soies du type 7 mêlées aux soies composées et au type 8. Dans le troisième parapode seul, les trois types 5, 8 et 9 sont réunis. Le nombre des soies, qui ne dépasse pas une douzaine dans chaque para-

pode, diminue dans la partie postérieure du stolon sexué.

L'orifice de la trompe est fort étroit (fig. 4) ; il n'y a aucune apparence de séparation des palpes sur la face ventrale. La gaine pharyngienne est extrêmement courte; la trompe pharyngienne commence, en effet, presque au niveau de l'insertion des cirres dorsaux du 2e segment ; à son extrémité antérieure, elle présente une couronne de dents assez difficiles à compter; mais leur nombre ne dépasse pas huit.

La trompe, dont la paroi est assez épaisse, s'étend sur le 2e et sur le 3e sétigère, s'avance presque jusqu'à la moitié du 4e, puis remonte pour déboucher à la limite de séparation du 3e et du 4e sétigère dans le proventricule. Celui-ci, qui a à peu près la même longueur que le 4e sétigère, est ovoïde ; sa largeur maximum est un peu moindre que le double de celle de la trompe pharyngienne ; sa paroi est relativement très épaisse, on n'aperçoit qu'une étroite lumière axiale par transparence.

II. *Stolon sexué.* — A. — L'individu dont le stolon sexué est le plus éloigné de l'état de maturité est celui qui mesure 8 millimètres de longueur et compte 48 segments sétigères, dont 13 pour la souche et 35 pour le stolon. Le corps est presque entier; un nombre très petit de segments postérieurs seuls font défaut. On remarque, après le 13e sétigère, une petite bande très étroite (fig. 11), mais nettement délimitée toutefois et qui est la première indication du prostomium; on distingue de chaque côté, sur cette bande, une grande cellule claire, qui est peut-être l'ébauche primitive de la lentille des yeux antérieurs. A partir du 15e segment, où il est très réduit, et jusqu'à l'extrémité postérieure, il existe au-dessus de chaque mamelon sétigère, et un peu en arrière, un cirre dorsal aplati, ayant la forme d'une petite languette ovale. Du 12e au 18e sétigère, la longueur des segments diminue graduellement ; à partir du 19e sétigère, elle diminue très sensiblement, les parapodes deviennent beaucoup plus saillants et la largeur du corps augmente un

peu. Les caractères de l'épitoquie semblent ainsi s'accuser progressivement d'arrière en avant ; on peut observer des faits analogues chez les Néréidiens pendant la période où l'animal prend peu à peu les caractères de la forme hétéronéréidienne.

B. — L'individu qui, après le précédent, était le plus éloigné de la maturité sexuelle au moment où il fut dragué, est l'exemplaire entier qui mesure $14^{mm},5$ de longueur et compte 61 sétigères, dont 13 pour la souche et 48 pour le stolon sexuel (fig. 12). Le 13e sétigère est séparé du reste du corps par une constriction nettement indiquée ; ce segment est lui-même plus court et plus étroit que celui qui le précède. Le 14e sétigère présente l'ébauche du prostomium du stolon; ce prostomium est de forme quadrangulaire, arrondie aux angles. Les yeux antérieurs sont bien marqués ; les postérieurs réduits à deux petits points. L'emplacement des antennes latérales et celui des cirres dorsaux du 2e segment sont marqués par de courts mamelons un peu plus développés à droite qu'à gauche.

Il n'y a pas encore trace de l'antenne médiane, ni des cirres tentaculaires. Le premier segment porteur de cirres dorsaux est le 15e. Les segments du stolon sont moins allongés que ceux de la souche, mais beaucoup moins comprimés que chez les individus dont l'évolution est plus avancée au point de vue de la maturité sexuelle. Tous, jusqu'au dernier, possèdent un cirre dorsal de chaque côté. Le pygidium (fig. 13), de forme arrondie, presque aussi long que les deux derniers segments, porte deux cirres anaux foliacés, brièvement pédiculés, dont la longueur est un peu moindre que celle des deux derniers sétigères. Le nombre des soies, qui ne dépasse pas une douzaine, diminue dans la partie postérieure du corps. Vers le 55e segment, il n'existe plus que cinq ou six soies à chaque parapode. Au dernier segment, le mamelon sétigère ne porte plus que deux soies : une soie simple à prolongement filiforme (fig. 8) et une soie composée (fig. 9).

C. — Dans le troisième individu, la formation du prostomium au 14e sétigère (fig. 14) est beaucoup plus avancée que dans les deux précédents. La constriction séparant le 13e sétigère du 14e est ici beaucoup plus accusée. Le prostomium conserve sa forme quadrangulaire, arrondie aux angles. Des quatre yeux, les antérieurs seuls sont bien développés et munis chacun d'un cristallin visible ; les postérieurs sont encore réduits à de simples taches pigmentaires. En avant, on peut remarquer les ébauches des deux antennes latérales ; aucune trace de l'antenne médiane, qui se développe postérieurement aux deux autres, n'est visible. Latéralement, on observe deux éminences situées l'une derrière l'autre ; la plus antérieure, la moins développée, correspond au cirre tentaculaire dorsal du 1er segment ; celle qui est la plus en arrière n'est autre que le cirre dorsal du 1er sétigère qui apparaît, comme on l'a vu, plus tôt que les cirres tentaculaires. Tous ces appendices sont un peu plus développés du côté droit que du côté gauche.

A partir du 15e sétigère, il existe un cirre dorsal ayant la forme d'une petite languette ovale, insérée au-dessus et un peu en arrière du mamelon sétigère (fig. 15). Ces cirres dorsaux, en gardant la même configuration, croissent un peu jusque vers le 12e segment du stolon ; puis ils diminuent graduellement de taille dans la partie postérieure du corps. Le stolon compte 42 sétigères dans l'exemplaire décrit ici, qui possède 55 sétigères en tout et qui est incomplet. Les segments se raccourcissent et deviennent un peu plus larges à partir du 18e sétigère ; les parapodes sont relativement plus volumineux.

D. — Le quatrième individu, également incomplet, d'une longueur de $10^{mm},5$, avec 46 segments, dont 13 pour la souche et 33 pour le stolon, est le plus intéressant de tous, à cause du degré de développement de ce dernier ; les segments diminuent brusquement de longueur à partir du 14e sétigère, le 1er du stolon. La constriction en arrière du 13e sétigère est ici beaucoup plus accentuée que chez les

individus dont il a été question jusqu'ici. La souche et le stolon ne sont plus reliés l'un à l'autre que par un pédicule fort étroit. Le prostomium (fig. 16 et 17), dont le plan de symétrie fait un angle aigu assez grand avec celui du stolon, conserve sa forme quadrangulaire, arrondie aux angles, avec un bord antérieur droit. Les deux antennes latérales sont larges à leur base et se divisent chacune en deux lobes, un intérieur et un extérieur, plus développé; ces antennes bifides rappellent les appendices du même ordre, qui sont caractéristiques des stolons mâles (*Polybostrichus*) des Autolytés. L'antenne médiane est insérée beaucoup plus en arrière et est graduellement renflée à sa base. Les cirres dorsaux du 1er sétigère du stolon sont de beaucoup les plus développés; leur insertion est située en avant de celle de l'antenne médiane. Les cirres tentaculaires sont beaucoup moins longs et les ventraux sont plus courts que les dorsaux. Les yeux antérieurs sont encore plus volumineux que les postérieurs, et sont munis chacun d'un cristallin de grande taille. Tandis que chez les individus dont il a été question jusqu'ici, la 1re paire de cirres dorsaux n'apparaît qu'au 15e sétigère, elle se montre ici dès le 14e. Bien que l'évolution du stolon paraisse avancée, aucun segment n'est porteur des soies natatoires caractéristiques de la forme épitoque. Cependant, le 13e sétigère n'est relié au reste du corps que par un étroit cordon, ce qui fait présager la mise en liberté prochaine du stolon.

On n'a jamais observé jusqu'ici, à ma connaissance du moins, de formes sexuées mâles libres de *Procerastea*. Ces stolons mâles se distingueraient facilement des individus souches par la forme des antennes latérales, par la présence des cirres dorsaux, et par la forme plus trapue des segments.

II

Évolution et affinités du genre Procerastea Langerhans.

Le genre *Procerastea* a été créé en 1884 par Langerhans (**84**), pour un Syllidien dont il trouva une douzaine et demie d'exemplaires à Madère, pendant l'hiver 1881-82; il n'en put recueillir un seul pendant l'hiver suivant. La *Procerastea nematodes* Langerhans mesure de 4 à $7^{mm},5$; sa taille est donc moitié moindre que celle de la *Procerastea Perrieri* n. sp. Elle diffère, en outre, nettement de cette dernière espèce par le prostomium qui est quadrangulaire et porte quatre petits yeux, par la forme plus trapue des antennes, par la forme et la répartition des soies, et aussi par les caractères de la trompe.

Langerhans, qui n'observa jamais de formes sexuées libres, remarqua qu'aucun de ses exemplaires ne portait plus d'un stolon sexué qui, bien que non mûr, se détachait fréquemment par l'action des réactifs. La forme du prostomium, chez le mâle comme chez la femelle, était entièrement semblable à celle de la même région chez les Autolytus ; les « soies de puberté » n'étaient pas encore développées. Le nouveau genre était ainsi caractérisé : *Autolytæ cirris dorsualibus, I et II exceptis, nullis; cirri ventrales nulli, gemma sexualis cirris dorsualibus minimis prædita.*

Malaquin (**93**) a décrit et figuré une seconde espèce du même genre, la *Procerastea Halleziana*, des côtes du Boulonnais. Celle-ci diffère de la *Procerastea Perrieri* par le prostomium qui porte quatre yeux de petites dimensions, surtout les antérieurs, et des antennes plus courtes, en massue, par les cirres tentaculaires, qui ont ici le même aspect et sensiblement la même longueur que les antennes, par la forme des soies, par la longueur plus grande de la trompe et le nombre plus considérable des dents au trépan. Le nombre des segments paraît être un peu moindre dans

les deux espèces de Madère et du Boulonnais que dans celle de Saint-Vaast-la-Hougue.

Malaquin a pu, en outre, suivre la curieuse évolution de l'espèce qu'il a décrite. Dans une première phase, les individus qui, lorsqu'ils sont encore éloignés de la maturité sexuelle, comptent de 40 à 42 segments, en bourgeonnent de nouveaux au nombre de 14 à 16, de façon à présenter de 54 à 56 segments, au moment où l'ébauche du prostomium apparaît au 14e sétigère. Le segment générateur (*Zoonite formateur* de Malaquin), qui produit de nouveaux segments en avant de lui-même, occupe une position variable, entre le 20e et le 32e sétigère.

Les choses ne semblent pas se passer de la même façon chez la *Procerastea Perrieri*, ou, du moins, je n'ai pu constater aucune trace de cette prolifération vers le milieu du corps. Même chez l'individu le plus éloigné de la forme épitoque, chez lequel l'ébauche du prostomium est à peine reconnaissable en arrière du 13e sétigère, il n'y avait aucune apparence de formation récente de segments dans la région indiquée par Malaquin; il se peut que la phase de régularisation consécutive à la prolifération fût déjà achevée. Il est d'ailleurs possible que l'évolution de l'espèce du Boulonnais ne soit pas identique à celle de la baie de la Hougue; des différences analogues s'observent parmi les différentes espèces du genre *Autolytus* Grube.

Dans une seconde phase, le 14e sétigère bourgeonne le prostomium du stolon sexué; c'est le segment du même rang de la souche qui devient le premier du stolon dans les deux autres espèces du même genre.

D'après Malaquin, les appendices du prostomium se développeraient dans l'ordre suivant : l'antenne médiane et les antennes latérales bifurquées apparaissent presque simultanément, puis la première paire de cirres tentaculaires; les yeux se montrent alors, les antérieurs d'abord, les postérieurs ensuite. Autant que j'en puis juger par les exemplaires que j'ai eus à ma disposition, chez la *Proce-*

rastea Perrieri, l'antenne médiane ne se développerait que postérieurement aux antennes latérales et aux cirres dorsaux du 1er sétigère qui se développent plus tôt, ou, tout au moins, croissent plus rapidement que les cirres tentaculaires. Les yeux se montrent de très bonne heure, peut-être même avant qu'il n'y ait trace d'antennes, ainsi que de Saint-Joseph et Malaquin l'ont constaté chez l'*Autolytus pictus* Ehlers. En même temps, des cirres dorsaux se développent à partir du 15e sétigère; l'apparition de ces appendices est même très précoce, car ils sont déjà assez développés, alors que l'ébauche du prostomium est à peine distincte (fig. 11).

Malaquin, qui a eu entre les mains des stolons femelles libres de la *Procerastea Halleziana*, a fait connaître les caractères de cette forme sacconéréidienne (fig. 18 et 19). Le corps se compose de trois parties :

1° Une partie antérieure formée de 6 segments (cinq premiers sétigères), dont les quatre derniers possèdent chacun un cirre dorsal très réduit;

2° Une partie moyenne composée de 16 segments, dont le mamelon sétigère, avec sa rame ventrale normale et sa rame dorsale à soies natatoires, est surmonté par un cirre dorsal cylindrique et allongé ; ces 16 segments sont précisément ceux qui sont bourgeonnés immédiatement avant que le stolon sexué ne commence à s'indiquer;

3° Une partie postérieure, qui ne s'est point transformée et est constituée par une vingtaine de segments situés en arrière de la zone de prolifération ; ces segments sont de même âge que les six segments antérieurs ; ils semblent embarrasser l'animal qui s'en sépare peu à peu. La forme sacconéréidienne de la *Procerastea Halleziana* est donc à trois régions distinctes, comme celles de l'*Autolytus cornutus* A. Agassiz, de l'*Autolytus rubrovittatus* Claparède, etc. Ce qui caractérise essentiellement l'évolution de cette forme sexuée femelle, c'est le bourgeonnement, dans la période qui précède immédiatement la maturité, de 14 à 16 segments sur lesquels se concentrent les phénomènes de l'épitoquie.

Les observations sur la forme sexuée mâle (*Polybostrichus*) sont malheureusement beaucoup moins complètes; on n'en a point encore recueilli à l'état libre. Si, pour la *Procerastea Perrieri*, j'en juge par les exemplaires que j'ai pu examiner, et surtout par celui dont le stolon n'est plus que faiblement rattaché à la souche, les cirres dorsaux existant dans toute la longueur du corps, la troisième région de la forme *Polybostrichus* serait semblable à la première, la distinction entre les trois parties du corps ne serait pas aussi tranchée que dans la forme sacconéréidienne de la *Procerastea Halleziana* Malaquin.

La tribu des Autolytés constitue dans la famille des Syllidiens un groupe homogène caractérisé surtout par l'absence de cirre ventral au parapode, la réduction des palpes, l'existence d'une sorte de trépan à la trompe, la forme des soies, la reproduction se faisant généralement au moyen de stolons sexués dont le dimorphisme sexuel est des plus accusés.

Dans le genre *Procerastea* Langerhans, le parapode est réduit à sa plus simple expression, au mamelon sétigère, qui, lui-même, est assez peu saillant, dans la partie antérieure du corps surtout; à l'absence du cirre ventral, commune à tous les Autolytés, s'ajoute ici celle du cirre dorsal. Les appendices tactiles sont ici représentés uniquement par les antennes, les cirres tentaculaires et le cirre dorsal du premier segment. Dans l'état actuel de nos connaissances, ce genre réalise la forme la plus simple que l'on puisse citer, non seulement parmi les Autolytés, mais même parmi les Syllidiens.

Il présente des analogies indiscutables avec le genre *Virchowia* créé par Langerhans (**79**), dont C. Viguier (**86**) a donné une description et des figures plus exactes et qui, avec ses cirres dorsaux à tous les segments, représente une forme plus évoluée. Dans les deux genres en question, les palpes sont très réduits, sinon indistincts; les mamelons pédieux sont insérés ventralement, au moins dans la partie

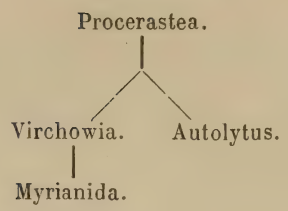
antérieure du corps chez la *Procerastea*; le proventricule est plus ou moins globuleux; on n'a observé jusqu'ici dans les deux genres qu'un seul stolon chez les individus voisins de l'état de maturité sexuelle, dont le prostomium se forme toujours au 14e sétigère de la souche; en outre, chez deux individus sexués de la *Virchowia*, Langerhans a constaté que les segments du 23e au 34e (le nombre total des segments étant de 42 à 44) étaient de formation récente. Chez la *Procerastea Halleziana*, qui porte elle-même des antennes et des cirres en massue, Malaquin a mentionné de même une zone de prolifération dans laquelle le zoonite formateur est compris entre le 23e et le 32e sétigère.

Le genre *Myrianida* Aud. et Edwards se rattache étroitement au genre *Virchowia*, notamment par ses appendices prostomiaux ciliés et par la forme de ses cirres qui sont, il est vrai, aplatis au lieu d'être en massue.

D'autre part, la *Procerastea* n'est autre qu'un *Autolytus* Grube (incl. *Proceræa* Ehlers et *Autolytides* Malaquin) dépourvu de cirres dorsaux. Un certain nombre d'espèces d'*Autolytus* ne présentent également qu'un stolon sexué unique, dont le prostomium se forme au 14e sétigère de la souche; tels sont en particulier l'*Autolytus cornutus* A. Agassiz, l'*Autolytus pictus* Ehlers, l'*Autolytus tardigradus* Webster, l'*Autolytus macrophthalma* Marenzeller, etc.

L'affinité entre le genre *Autolytus* Grube et le genre *Virchowia* Langerhans est également certaine. L'inégalité des cirres, si frappante chez la *Virchowia clavata* Langerhans, se retrouve chez plusieurs espèces d'Autolytus, notamment chez l'*Autolytus longeferiens* de Saint-Joseph (**86**), l'*Autolytus paradoxus* de Saint-Joseph, l'*Autolytus brachycephala* Marenzeller, l'*Autolytus luxurians* Marenzeller, l'*Autolytus varians* Verrill, etc.

De sorte que l'on peut, sans s'exagérer la valeur de ces sortes de schémas dont on a tant usé, sans grand profit d'ailleurs, se représenter ainsi la filiation des quatre genres de la tribu des Autolytés :



Langerhans (**79**), qui attache une très grande importance aux soies au point de vue phylogénique, et regarde les soies simples comme phylogéniquement plus anciennes que les soies composées, est amené à considérer le sous-genre *Haplosyllis* Langerhans comme la forme la plus ancienne et la plus simple parmi les Syllidiens (1).

Sans nier la valeur phylogénique des soies qui présentent souvent tant de variété chez un même individu, il me semble que Langerhans se l'est fort exagérée; les Autolytés, dont la morphologie est plus simple que celle des Syllidés, et dont le parapode surtout subit les plus grandes réductions, constituent, à mon avis, la tribu la plus primitive de la famille des Syllidiens.

(1) Langerhans, *Die Wurmfauna von Madeira* (Zeitschr. für wissensch. Zoologie, t. XXXII, 1879, p. 590) : « Ich sehe also Haplosyllis hamata als einen nur wenig veränderten Abkömmling dieser hypothetischer Stammform an. — Das subgenus representirt uns somit die älteste und einfachste Form der Syllideen, während die anderen subgenera neue und neuere Formen darstellen..... »

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

69-1869. Claparède et Metschnikoff, *Beiträge zur Erkenntniss der Chætopoden* (Zeitschr. für Wissensch. Zool., Bd XIX).

79-1879. P. Langerhans, *Die Wurmfauna von Madeira* (Zeitschr. für wissensch. Zool., Bd XXXII).

84-1884. P. Langerhans, *Die Wurmfauna von Madeira* (Zeitsch. für wissensch. Zool., Bd XL).

86-1886. A. Giard, *Fragments biologiques* (Bull. scient. du départ. du Nord, 2e série, t. IX).

86-1886. C. Viguier, *Etude sur les animaux inférieurs de la baie d'Alger*. II. — *Recherches sur les Annélides pélagiques* (Arch. de Zool. expérim., 2e série, t. IV).

86-1886. Baron de Saint-Joseph, *Les Annélides polychètes des côtes de Dinard* (Ann. des Sc. nat., Zoologie, 7e série, t. I).

93-1893. A. Malaquin, *Recherches sur les Syllidiens* (Mém. de la Soc. des Sc. et Arts de Lille).

EXPLICATION DE LA PLANCHE I

Fig. 1-17. — *Procerastea Perrieri*, n. sp.

Fig. 1. — Partie antérieure du corps, face dorsale. Gr. 70.
Fig. 2. — Œil antérieur. Gr. 385.
Fig. 3. — Œil postérieur. Gr. 385.
Fig. 4. — Partie antérieure du corps, face ventrale. Gr. 70.
Fig. 5. — Soie simple, à deux longues pointes recourbées. Gr. 840.
Fig. 6. — Soie simple, de même forme, à pointes plus courtes. Gr. 840.
Fig. 7. — Soie simple à deux pointes convergentes. Gr. 840.
Fig. 8. — Soie simple en alène. Gr. 840.
Fig. 9. — Soie composée, du type le plus commun. Gr. 840.
Fig. 10. — Soie composée d'un autre type. Gr. 840.
Fig. 11. — Derniers segments de la souche, avec une première ébauche du prostomium du stolon sexué. Gr. 70.
Fig. 12. — Le prostomium du stolon sexué au début de son développement. Gr. 37.
Fig. 13. — Partie postérieure du corps, face dorsale. Gr. 70.
Fig. 14. — Le prostomium du stolon, à un stade plus avancé que les précédents. Gr. 85.
Fig. 15. — Deux segments du stolon sexué, avec leurs cirres dorsaux. Gr. 85.
Fig. 16. — Les derniers segments de la souche, le prostomium et les premiers segments du stolon sexué mâle. Gr. 29.
Fig. 17. — Le prostomium du même stolon mâle (*Polybostrichus*) à un plus fort grossissement. Gr. 70.

Fig. 18-19. — *Procerastea Halleziana* Malaquin. (D'après Malaquin.)

Fig. 18. — Stolon sexué femelle (*Sacconereis*).
Fig. 19. — Région antérieure grossie du même stolon.

ÉTUDE
SUR LE DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DES PHORONIDIENS

Par LOUIS ROULE.

INTRODUCTION

I. Préambule. — Je décris, dans ce travail, le développement embryonnaire des Phoronidiens, et j'expose les considérations qu'il me paraît légitime d'en tirer. J'entends par là les conclusions immédiates, relatives à la physiologie générale de ces animaux, à leur manière d'être dans la nature, à la signification de leur métamorphose, enfin à leur situation dans une classification naturelle.

Les Phoronidiens sont remarquables à beaucoup d'égards. Leur structure anatomique les rapproche des Bryozoaires. On les place souvent à côté des Siponculiens. Mais ils ont, en surcroît, une indéniable originalité d'organisation, dont l'un des principaux caractères tient à leur possession d'un système circulatoire, où se meut un sang muni de globules colorés en rouge par de l'hémoglobine. Leur évolution embryonnaire présente, à son tour, plusieurs particularités des plus intéressantes. Elle comporte une curieuse phase larvaire, qui a éveillé la sagacité des anciens auteurs. Cette larve, nommée l'*Actinotroque*, est un être pélagique. Munie de tentacules, elle nage à la surface de la mer. Son aspect est tellement spécial, qu'on a longtemps ignoré l'animal

dont elle provient. Metschnikoff, le premier, l'a vue se transformer en un Phoronis. Cette métamorphose est aussi rapide que profonde. Elle s'accomplit en quelques minutes; et, pendant ce court laps de temps, la larve perd la majeure partie de son corps, tout en donnant l'organisme de l'adulte par l'évagination d'une poche qu'elle avait en elle-même. Pour employer ici des termes commodes, le prosome, c'est-à-dire le corps larvaire, disparaît presque en entier avec son allure propre et son adaptation personnelle, pour céder la place à un métasome, à l'économie définitive, établie sur un plan tout à fait différent. Le passage de l'un à l'autre s'effectue brusquement, sans préparation apparente ni transition.

La structure anatomique, le développement embryonnaire, créent à ces animaux, par leurs qualités spéciales, une situation à part. Aussi les naturalistes, qui se sont occupés d'eux, ont-ils souvent discuté, sans beaucoup s'accorder, sur la position qu'il convient de leur attribuer dans une classification naturelle. En pareil cas, c'est l'embryologie qui fournit, dans la controverse, les principaux arguments; car, en montrant comment l'organisme se façonne, elle le fait connaître d'une manière plus sûre et plus approfondie. Il est donc nécessaire, pour avoir un solide terrain d'entente, d'élucider le mieux possible les questions relatives à l'évolution embryonnaire.

L'anatomie des Phoronidiens peut être considérée comme faite, ou peu s'en faut. Les travaux de Kowalevsky, de Benham, de Cori, de Mac Intosh, publiés sur ce sujet, sont classiques. Il n'en est pas de même pour l'embryologie. La littérature scientifique ne contient, à cet égard, que des données éparses, incomplètes, n'ayant entre elles aucun lien. Certains auteurs, comme Masterman, ont fouillé à fond la larve achevée, sans étudier sa formation ni sa métamorphose. D'autres, comme Metschnikoff, Wilson, ont suivi les phases presque en entier; mais ils se sont bornés à décrire les changements de l'aspect extérieur, ou ceux des gros

organes dans leur allure générale, sans aller plus loin. Les contradictions et les divergences sont nombreuses entre les observateurs, et sur des points fort importants, l'origine des feuillets par exemple. Divers problèmes n'ont même pas été examinés : l'histologie, le mécanisme de la métamorphose, et plusieurs autres. En somme, cette embryologie est à reprendre, car on ne peut accorder les notions acquises pour édifier, avec elles, un ensemble logique.

Il convient de la refaire; mais à la condition de ne point tomber dans les erreurs de méthode, commises par les devanciers. Il ne fallait pas se borner à l'observation de quelques phases, prises au hasard des circonstances. Il était indispensable de suivre en son entier le développement embryonnaire, depuis l'œuf fécondé jusqu'à l'organisme définitif, et de ne négliger aucun des états successifs. Ce travail, pour avoir une valeur scientifique, et pour servir à quelque chose, devait être complet.

Je me suis attaché à cette étude. J'avais eu la bonne fortune, en 1888-89, de trouver dans l'étang de Thau, près de Cette, une nouvelle espèce de Phoronis. Je l'ai nommée *Phoronis Sabatieri*, en la dédiant au savant directeur de la Station zoologique de Cette. J'ai essayé de connaître son évolution larvaire; j'y suis parvenu, grâce à l'obligeant accueil que j'ai reçu dans cette station, et dont j'exprime ici mes vifs remerciements. Depuis cette époque jusqu'en 1898, j'y suis retourné chaque année, au printemps, moment de la reproduction des Phoronis, et, peu à peu, j'ai amassé des matériaux. Ce sont eux que je publie maintenant.

J'ai tenté, dans la mesure de mes forces, de faire une œuvre sincère et d'éliminer les causes d'erreur. Aussi mon travail, à cause des retouches, a-t-il duré longtemps, et a-t-il demandé une certaine patience. Les circonstances, parfois, n'étaient guère favorables. La saison des larves est courte; elle coïncide avec l'époque des mauvais temps

d'équinoxe; on ne pêche pas toujours les embryons à la phase désirée. Ces conditions sont autant de causes de retard, même d'inexactitude si l'on se rebute sans avoir revu et élucidé ce qui paraît douteux. C'est en cherchant sans hâte, et en ne précipitant point, que l'on trouve avec le plus de sûreté.

II. Note historique. — Le premier travail publié sur les Phoronidiens remonte à 1846. Il est dû à J. Müller. L'illustre anatomiste y décrit la larve, qu'il nomme *Actinotrocha branchiata*. Les descriptions sont brèves. L'auteur a vu l'ensemble de la forme extérieure, mais il commet plusieurs erreurs, portant sur l'aspect et sur les connexions du lobe préoral et des tentacules. Il signale l'intestin, muni en avant de deux diverticules. Il trouve également la poche métasomique (métasome encore invaginé dans le corps de la larve), mais il la prend pour un tube relié aux organes sexuels. Il termine en rapprochant l'Actinotroque des larves des Mollusques Nudibranches.

En 1847, Wagener recueille à nouveau l'Actinotroque, dans les parages de l'île d'Heligoland. Il en donne une description plus complète et plus précise que J. Müller. Il considère les deux diverticules stomacaux comme formant un foie.

Il faut arriver, ensuite, jusqu'à 1854, pour trouver une autre étude de l'Actinotroque. Elle est due à Gegenbaur. Cette fois-ci, les larves ont été pêchées, non plus dans la mer du Nord comme les précédentes, mais dans la Méditerranée, à Messine. Ce travail, assez bref, privé de figures, n'ajoute presque rien aux observations de J. Müller et de Wagener, sauf en ce qui concerne la distribution géographique.

Jusqu'ici, la larve des Phoronidiens est seule connue. On ignore sa forme adulte. Whrigt la découvre, et la décri en 1856. Il donne à cet animal son nom de *Phoronis*. Mais ces deux ordres de faits demeurent séparés. Il faudra encore

près de onze ans écoulés, pour saisir les relations qui unissent l'Actinotroque de Müller au Phoronis de Whrigt.

En 1858, Ph. van Beneden récolte également le Phoronis adulte. Ignorant le travail publié par l'auteur anglais l'année d'auparavant, il le nomme *Crepina*, le range parmi les Annélides Céphalobranches, mais lui trouve cependant, par les tentacules, une certaine ressemblance avec les Bryozoaires.

Dans cette même année, un assez grand nombre de travaux sont publiés, soit sur l'adulte, soit sur la larve. Dyster étudie l'anatomie du premier ; il observe, d'une façon très imparfaite, la segmentation de l'œuf, et le jeune embryon avant qu'il ne possède ses tentacules. Cobbold décrit une Actinotroque du Firth of Forth. Il commence par la rapprocher des larves des Bryozoaires ; puis, sur des observations faites par Allman, il revient sur sa première opinion, et lui trouve des ressemblances avec les larves des Échinodermes. Chose curieuse, dans cette lettre d'Allman, se trouve mentionnée pour la première fois, mais à titre épisodique et sans y attacher d'importance, la notion d'une concordance, à cause des tentacules, entre l'Actinotroque et le Phoronis. Enfin, Krohn, après avoir retrouvé l'Actinotroque à Messine, examine sa structure et constate sa métamorphose. Il confirme, sur le premier point, les observations de ses devanciers. Sur le second, presque ignoré jusqu'à lui, il voit l'Actinotroque perdre son lobe préoral, et se changer en un Ver dont les tentacules s'assemblent en une couronne antérieure. Des vaisseaux sanguins, remplis de globules rouges, se forment contre la paroi intestinale. La poche métasomique, qu'il nomme l'organe problématique, à l'exemple de ses devanciers, disparaît, selon lui, après la métamorphose, et paraît se convertir en une masse granuleuse. Krohn pense que le Ver est voisin de l'Echiure, ou du Thalassème. La présence des globules rouges ne lui donne aucune lumière sur les ressemblances avec le Phoronis.

En 1859, Whrigt rectifie le nom générique, décerné par Ph. van Beneden en 1858. Il démontre que la Crepina de ce dernier auteur n'est autre que son Phoronis. Leuckart et Pagenstecher revoient, sur des Actinotroques d'Héligoland, les faits examinés à Messine, pendant l'année précédente, par Krohn. Ils suivent la métamorphose d'une façon plus complète. Ils observent que les tentacules tombent en même temps que le lobe préoral; de nouveaux appendices tentaculaires se forment, au préalable, à côté des précédents, et avant leur chute. La poche métasomique (organe problématique) sort à l'extérieur pendant cette transformation ; mais les auteurs n'ont pu constater sa destruction. Ils attribuent son expulsion à une cause accidentelle, à une blessure. Ils pensent, avec J. Müller, qu'elle produit les éléments sexuels.

En 1861, Claparède trouve en Écosse, à Lamlash-Bay (embouchure de la Clyde), un jeune Phoronis, pris au moment où il vient d'achever sa métamorphose. L'auteur, tout en signalant la couleur rouge de son sang, ne reconnaît pas sa vraie nature. Il en fait un Siponculien, sans lui donner de nom. La même année, Schneider reprend, à Héligoland, les observations faites, un an auparavant, par Leuckart et Pagenstecher. Il constate, à son tour, la métamorphose. Pour lui, le Ver issu de l'Actinotroque ressemble à un Siponculien.

Claparède, en 1863, recueille, sur les côtes de la Normandie, deux Actinotroques fort jeunes, munies seulement de quatre tentacules. Il leur consacre une description sommaire, quelque peu inexacte, ne touchant qu'à l'aspect extérieur.

Les premiers volumes des *Annelés* (Nouvelles suites à Buffon), dus à A. de Quatrefages, paraissent en 1865. Les idées courantes sur le Phoronis y sont indiquées : cet animal est considéré comme un Annélide, de la famille des Serpuliens. Aucune mention de l'Actinotroque.

Enfin, en 1867, paraît le premier travail approfondi sur

l'organisation et le développement du *Phoronis*. Il est dû à A. Kowalevsky. L'auteur examine, autant que le permettaient les ressources techniques de l'époque, la structure anatomique de l'adulte et l'évolution embryonnaire. Il suit la segmentation de l'œuf, et sa transformation progressive en une jeune Actinotroque. Les relations du Phoronis avec cette dernière sont ainsi pressenties. En ce moment, l'Actinotroque était connue depuis vingt et un ans, et le Phoronis depuis onze. Malgré des observations nombreuses et répétées, ces rapports étaient ignorés. La même année, Leuckart trouve à Nice une Actinotroque, qui lui paraît différente des autres; aussi lui donne-t-il un nom spécial, celui d'*Actinotrocha ornata*.

Malgré les travaux de Kowalevsky, la conviction n'était pas établie, dans l'esprit des naturalistes, sur la liaison du Phoronis et de l'Actinotroque. Leuckart se fait, du reste, l'écho des doutes d'alors. Il fallait une démonstration complémentaire, une preuve. Kowalevsky avait vu l'œuf du Phoronis devenir une Actinotroque; il était nécessaire de reconnaître si le Ver, issu de la métamorphose de l'Actinotroque, est vraiment un Phoronis. C'est à Metschnikoff, en 1869-1871, que revient le mérite d'avoir fourni cette preuve. Cet auteur, après avoir recueilli de ces larves en diverses localités méditerranéennes, à Odessa, à Trieste, à Naples, à Messine, surtout à la Spezzia, décrit les phases successives de la formation de l'Actinotroque. Il observe la métamorphose, précise la nature de la poche métasomique, et conduit ses recherches jusqu'au moment où la larve est devenue un petit Phoronis. Ses études portent seulement sur les changements de l'aspect extérieur et sur la grosse organogénie; elles sont probantes, pourtant, et des mieux démonstratives. A dater de ce moment, on put considérer les Phoronidiens comme connus; leurs qualités principales étaient élucidées. Le sentiment de la majorité des naturalistes fut de les placer parmi les Géphyriens, et d'établir pour eux une section spéciale, celle des *Géphyriens tubicoles*.

Depuis les publications des deux embryologistes russes, il faut aller jusqu'à 1880-1881 pour trouver un nouveau travail sur ces animaux. Il est dû à Wilson. Cet auteur recueille l'Actinotroque dans les eaux américaines (baie de la Chesapeake); il en observe de deux sortes différentes, qui subissent également la métamorphose. Sur ce dernier sujet, il confirme les assertions de Metschnikoff.

En 1882, paraissent plusieurs mémoires. Caldwell reprend l'étude de la formation de la larve et celle de sa métamorphose. Il fait observer que l'Actinotroque, avant de produire ces tentacules, rappelle de près les larves Trochophores. Il signale sa ressemblance avec les Bryozoaires du groupe des Ptérobranches et avec les larves des Brachiopodes. Fœttinger et Metschnikoff décrivent les premières phases du développement embryonnaire, et surtout la formation du mésoderme. Ils aboutissent à des conclusions contradictoires. D'après celui-là, le feuillet moyen est engendré directement par les blastomères, dès la phase blastulaire ; suivant celui-ci, ce feuillet prend naissance plus tard, et il provient du feuillet interne de la gastrule.

Haswell, en 1883, trouve le Phoronis en Australie, à Port-Jackson. L'aire géographique de cet animal comprend ainsi les principales mers du globe. Il complète sa première notice en signalant, en 1885, la symbiose de l'espèce australienne avec le Cérianthe. Dans la même année, Caldwell revient sur ses premiers travaux, relatifs à la formation de la larve. Ses résultats, sur des points nombreux, s'opposent à ceux de Fœttinger et de Metschnikoff : le mésoderme serait de provenance mi-partie ectodermique et mi-partie endodermique.

En 1887 et 1888, Mac Intosh publie, dans la collection du « Challenger », deux mémoires : l'un sur une nouvelle espèce de Phoronis, dont il étudie l'anatomie ; l'autre sur un nouveau Bryozoaire Ptérobranche, le *Cephalodiscus*. Cet auteur avait donné, en 1881-1882, des indications préliminaires sur ces deux sujets. D'après lui, l'opinion de Ray

Lankester, que le Phoronis serait un Bryozoaire aberrant et vermiforme, mérite d'être acceptée ; le Céphalodiscus, à son tour, serait voisin du Phoronis. Harmer ajoute une note au travail de Mac Intosh, pour démontrer la réalité d'affinités étroites entre le Céphalodiscus et les Entéropneustes. Dès cette époque, sous l'impulsion des zoologistes anglais, on en vient à comprendre d'une façon nouvelle les relations des Phoronidiens avec les autres animaux. On cherche à les séparer des Géphyriens, pour les rapprocher des Ptérobranches. En outre, on trouve à ces derniers des ressemblances avec les Entéropneustes. On arrive ainsi à placer ces deux groupes non loin des Cordés.

Mais ces idées ne sont pas acceptées sans discussion. Benham, en 1889, publie un important travail sur l'anatomie et l'histologie du Phoronis australien. Il discute longuement les affinités zoologiques de cet être, et il conclut en lui trouvant plutôt des relations avec les Siponculiens qu'avec les Bryozoaires. Dans le cours de la même année, Cori donne, comme thèse inaugurale, un résumé de ses recherches sur l'anatomie et l'histologie d'un Phoronis méditerranéen. Enfin, à mon tour, je décris l'espèce nouvelle, qui habite l'étang de Thau, près de Cette, et dont le développement embryonnaire fait l'objet du présent mémoire.

En 1890, Cori expose ses études complètes sur l'organisation du Phoronis de Messine ; il n'a examiné que l'adulte, et ne traite point de l'évolution larvaire. La réaction de certains contre les opinions des zoologistes anglais s'accentue davantage. Andrews, décrivant une nouvelle espèce américaine de Phoronis, rapproche cet animal des Géphyriens et des Annélides, non pas des Bryozoaires. Lang pense que les Ptérobranches ont seulement, avec les autres Bryozoaires et les Phoronidiens, des ressemblances de valeur secondaire, dues à la similitude du mode de vie. Shipley, de son côté, trouve des relations assez grandes entre les Phoronidiens et les Siponculiens du genre *Phymosoma*. Je commence à publier mes premières notes préliminaires sur le développe-

ment, et je me rallie, au sujet de la formation des feuillets, à l'avis de Metschnikoff.

Je donne, en 1893, dans un ouvrage sur l'*Embryologie générale*, plusieurs indications, accompagnées de dessins, sur les phases initiales de l'évolution embryonnaire des Phoronidiens (p. 127-128). J'y signale la nature incurvante de la gastrulation. Au sujet de la place qu'il convient d'attribuer à ces animaux dans une classification naturelle, je reviens sur des considérations que j'avais exposées, en 1891, dans un mémoire sur les Trochozoaires. Je sépare les Phoronidiens des Siponculiens, et, acceptant l'une des opinions des auteurs anglais, je fais avec eux une classe que je mets à côté de celle des Bryozoaires (p. 421-422). Mais je ne vois aucune relation entre ces animaux et les Entéropneustes. Tel n'est pas l'avis de Spengel. Dans sa superbe monographie, consacrée à ces derniers êtres, ce naturaliste pense, au contraire, que les affinités directes des Entéropneustes vont vers les Phoronidiens et les Ptérobranches.

Je reviens, en 1894, dans mon traité d'*Embryologie comparée*, sur les premières phases du développement embryonnaire des Phoronidiens. Je décris la segmentation et la formation des feuillets (p. 384-385, 388-390). Je donne une suite de diagrammes, exprimant la métamorphose telle qu'elle serait si la larve ne perdait aucune de ses parties.

En 1896, Masterman publie plusieurs notes préliminaires sur la structure de l'Actinotroque. Il livre son travail complet en 1897. Il signale la ressemblance, avec la notocorde, des diverticules intestinaux de la larve. S'appuyant sur ce nouveau fait, et le complétant en trouvant une notocorde semblable chez le Céphalodiscus, il accepte, en lui donnant une base plus large, l'opinion exprimée par Harmer en 1887, et par Spengel en 1893. D'après lui, les Phoronidiens sont proches voisins des Ptérobranches, et tous deux ont d'étroites affinités avec les Entéropneustes. Dans la même année, Oka décrit une espèce japonaise. Schulz reprend la contes-

tation relative à la formation du mésoderme ; il partage, ou peu s'en faut, l'avis de Fœttinger. D'après lui, la production des éléments mésodermiques commence dès la phase blastulaire.

Il n'est à signaler, en 1898, qu'une note succincte, publiée par moi, sur la place qu'il convient de donner aux Phoronidiens dans une classification naturelle. J'y résume les données que j'expose dans la seconde partie de ce travail. A mon sens, les Phoronidiens sont voisins des Ptérobranches; mais ils s'écartent fort des Entéropneustes. En revanche, leurs jeunes larves offrent, avec les jeunes embryons des vrais Cordés, des Tuniciers et des Vertébrés, une ressemblance manifeste, qui s'efface rapidement.

Cette notice ne contient que l'historique des notions acquises sur les Phoronidiens. La critique détaillée des observations effectuées par les auteurs sur le développement embryonnaire est traitée dans le cours du mémoire, suivant l'ordre où les faits se succèdent.

III. Objet du présent travail. — Ce travail traite du développement embryonnaire du *Phoronis Sabatieri* L. R. Cette évolution est suivie en son entier, depuis l'œuf fécondé jusqu'à l'établissement de l'organisme dans son état définitif.

Cette espèce vit dans l'étang de Thau, près de Cette. Elle y est fort commune en plusieurs endroits, surtout au nord de la gare de cette ville, et vers l'entrée du canal qui fait communiquer l'étang avec la mer. Les représentants se fixent à des menus débris, de préférence aux coquilles de *Tapes*, très abondantes dans ces localités; ils vivent à une faible profondeur, vers 1 ou 2 mètres de préférence. Ils habitent des tubes cylindriques, dont la paroi, résistante, se compose d'une mince couche muqueuse agglutinant de nombreux et menus grains de sable. Les tubes mesurent, en moyenne, de 6 à 8 centimètres de longueur, sur 2 millimètres de diamètre extérieur. Ils sont plus grands que les individus. La longueur de ces derniers dépasse

rarement 4 centimètres, et leur largeur 1 millimètre et demi.

Les embryons étant recueillis, leur examen s'est fait, pour chacune des phases, de trois manières : étude des formes vivantes ; étude des coupes optiques, pratiquées par transparence sur des échantillons frais ou fixés ; étude des coupes réelles, effectuées sur des exemplaires fixés. Ces trois procédés se complètent, et conduisent au même but : la connaissance entière et exacte de l'individu. Leurs résultats se contrôlent mutuellement. L'orientation réelle des coupes microtomiques, la signification qu'il convient d'accorder aux particularités montrées par elles, se déduisent avec précision, sur des êtres aussi petits et aussi délicats, des notions acquises directement sur l'allure générale du corps et sur celle de ses organes.

Je me suis bien trouvé, pour les coupes optiques, de deux réactifs : la liqueur de Ripart et Petit, et une solution de bleu de méthylène dans de l'eau de mer. Pour celle-ci, je préparais une solution-mère, de 1 de bleu de méthylène pour 1000 d'eau de mer. Je versais, au moment des observations, avec une pipette, trois ou quatre gouttes de ce produit dans un verre de montre, rempli d'eau de mer pure, où se trouvaient les embryons que je désirais étudier. La solution définitive titrait 1/40000e environ. Les larves conservaient leur vitalité pendant plusieurs heures, et se coloraient lentement. Comme elles gardaient une transparence assez grande, il était possible de se rendre compte, non seulement de l'aspect et des connexions des organes internes, mais encore de plusieurs détails histologiques.

J'ai employé, comme réactifs fixateurs, la liqueur chromo-acéto-osmique de Flemming, la liqueur de Rabl, et ma liqueur au sublimé acétique (80 c.c. d'une solution saturée de sublimé dans de l'eau de mer, et 20 c.c. d'acide acétique cristallisable ; filtrer). Cette dernière m'a donné les meilleurs résultats. Après plusieurs tâtonnements et essais dans les carmins comme dans les couleurs d'aniline, je me suis borné

à employer, comme colorant, le paracarmin de Mayer; c'est lui, dans ces recherches, qui m'a rendu les meilleurs services. Les autres agents avaient une élection moindre, et une action nucléaire moins marquée. Les meilleures colorations ont été obtenues lentement, sur des larves entières, plongées dans du paracarmin dilué dans de l'alcool à 70°, et maintenues ainsi pendant vingt-quatre heures. La gélose m'a été d'une grande utilité pour coller sur les lames des coupes, dont beaucoup, à cause de leur petitesse, n'étaient visibles qu'à la loupe. Cette substance est douée d'une ténacité considérable; grâce à elle, mes séries sont restées au complet pendant les lavages, du moins le plus souvent, et n'ont rien perdu.

Ce mémoire est divisé en deux parties : l'une descriptive, l'autre biologique (Physiologie et Embryologie générales). La première contient l'exposé des observations, et la discussion des opinions des auteurs. Elle comprend trois chapitres : la formation de la larve Actinotroque, à partir de l'œuf fécondé; la structure de l'Actinotroque complète; la métamorphose de l'Actinotroque, et sa transformation en un jeune Phoronis. Chacun des chapitres renferme le détail des observations, suivi d'un résumé et de leur critique. — La seconde partie du travail est consacrée aux notions générales de la biologie des larves. Elle contient aussi trois chapitres. Le premier traite de l'organisme des Phoronidiens; des deux formes, larvaire et adulte, qui se succèdent; de l'homologie des appareils de l'économie, de leur provenance aux dépens des feuillets embryonnaires. Le deuxième s'applique à la métamorphose, à sa nature, à son mécanisme, à la recherche de ses causes. Le troisième est employé à discuter et à établir les affinités zoologiques de ces animaux. Cette seconde partie se termine par une suite de considérations qui la résume.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE DESCRIPTIVE

CHAPITRE PREMIER

FORMATION DE LA LARVE ACTINOTROQUE

§ 1er. — Segmentation de l'œuf et blastulation.

I. Exposé des observations. — Les conditions dans lesquelles se trouvent les œufs sont connues. Les Phoronidiens sont hermaphrodites. Les œufs, après fécondation, se groupent en un amas assez volumineux, qui s'attache aux tentacules de l'individu. En avril et parfois en mai, la plupart des *Phoronis Sabatieri* portent ainsi des grappes d'ovules. Ceux-ci subissent, sur place, les premières phases de leur développement, jusqu'à la formation des larves; ils adhèrent les uns aux autres par une faible quantité de mucus. Dès que les larves commencent à se façonner, elles produisent leurs cils vibratiles superficiels; elles s'agitent dans leur gangue muqueuse, et ne tardent pas à s'en dégager. Elles quittent alors l'être qui les a engendrées, se séparent de lui, et mènent une vie libre ; elles nagent dans l'eau, et revêtent rapidement leur forme caractéristique. Autant qu'il m'a été possible d'en juger, en prenant quelques repères sur des individus conservés vivants, une période moyenne de quatre à six jours est nécessaire pour mener l'embryon depuis le début de la segmentation ovulaire jusqu'à la complète liberté de la larve.

Les œufs se ressemblent, ou peu s'en faut, par la taille et par la forme. Ils sont sphériques, ou légèrement ovalaires. Chacun mesure environ 300 à 400 μ de diamètre. Chaque ovule est entouré par une membrane vitelline, mince et transparente ; un intervalle fort étroit, mais appréciable, sépare cette enveloppe du vitellus. Ce dernier est granuleux ; les granulations sont très fines, réparties avec égalité. En somme, l'ovule, par toutes ses qualités de dimensions et de structure, possède les caractères des œufs alécithes. Je n'ai point remarqué les vestiges des cellules polaires.

La segmentation est totale, quelque peu inégale. Le premier plan de segmentation divise l'ovule en deux blastomères hémisphériques, parfois semblables, ailleurs légèrement différents par la taille. L'inégalité existe le plus souvent, mais elle est toujours peu prononcée (fig. 1, Pl. II).

Chacun des deux blastomères hémisphériques se scinde, par la suite, en deux parties. Les mêmes conditions d'inégalité peu accusées se retrouvent encore. L'ovule est alors divisé en quatre quadrants, sensiblement équivalents ; pourtant, les deux qui proviennent du plus gros hémisphère sont un peu plus larges et plus volumineux que les autres. Du reste, les œufs ne se ressemblent pas exactement sous ce rapport ; ils offrent des différences appréciables, les uns ayant des quadrants presque égaux, les autres montrant des dissemblances plus grandes et d'amplitude variable (fig. 2, Pl. II).

La segmentation continue à s'exercer suivant des plans radiaires de division. Chacun des deux quadrants les plus gros se partage en deux blastomères presque identiques. L'ovule est alors composé de six parties : deux assez fortes, qui correspondent aux deux petits quadrants, et quatre moins volumineuses. L'inégalité des blastomères en dimensions est actuellement plus prononcée que dans les états antérieurs (fig. 3, Pl. II).

L'inégalité s'accuse davantage à la phase suivante, où l'ovule comprend huit blastomères. Les deux petits qua-

drants se segmentent à leur tour ; les plans de division sont toujours radiaires. Les éléments donnés ainsi sont forcément moins gros que les précédents. Dans plusieurs œufs, l'inégalité paraît encore d'autant plus nette, que certains plans de division ne passent point exactement par le centre, mais dévient de côté. Les divers blastomères ont alors des allures dissemblables (fig. 4, Pl. II).

L'ovule, parvenu à cet état, se compose de huit parties. Celles-ci diffèrent quant à leurs dimensions, mais se ressemblent par leurs formes ; toutes reviennent à des secteurs médians, à des tranches découpées dans le vitellus ovulaire. A dater de ce moment, la segmentation prend une autre direction. Les plans de division continuent à s'établir radialement, et à passer par le centre de l'œuf ou assez près de lui ; mais ils s'orientent perpendiculairement aux plans précédents, ou obliquement, et ne leur sont plus parallèles. Ils divisent peu à peu chacune des tranches en tronçons coniques juxtaposés. En outre, l'inégalité des blastomères en taille diminue peu à peu, à mesure que s'accomplissent ces divisions nouvelles. Elle finit par disparaître d'une façon presque complète.

Des phénomènes complémentaires s'effectuent en même temps. Les scissions nouvelles se font avec égalité ; elles ont pour objet de partager les blastomères en deux segments semblables, qui se subdivisent ensuite de la même manière. Les segments formés ne demeurent pas accolés par leur entière périphérie ; ils effacent quelque peu leurs angles, et perdent de leur aspect pyramidal pour prendre assez nettement celui d'un cône. Il existe par ce moyen, entre les blastomères, des espaces étroits, comparables à de fins canalicules, dirigés du centre de l'œuf vers le dehors. Ces espaces s'unissent entre eux dans la zone centrale de l'ovule, et, en s'y joignant, forment en ce lieu une petite cavité, appréciable dès les phases à six ou à huit blastomères. Le blastocœle de la future blastule n'est autre que cette cavité, progressivement amplifiée dans des proportions considérables.

Les divisions tangentielles, c'est-à-dire parallèles à la surface de l'œuf, ayant pour but de scinder chaque blastomère en deux parts dont l'une est externe et l'autre profonde, sont rares. Il en existe bien quelques-unes, mais leur présence ne m'a pas semblé jouer un grand rôle dans la marche de la segmentation. Les plans de division les plus nombreux sont radiaires ; ils se dirigent de la périphérie vers le centre ; ils découpent la substance vitelline en blastomères coniques juxtaposés. A cet égard, la segmentation de l'œuf du *Phoronis* rappelle celle des Arthropodes, surtout celle des quelques Crustacés dont les ovules, petits et pauvres en vitellus nutritif, subissent des divisions totales et produisent des cavités blastocœliennes.

Dans la phase qui succède à celle des huit blastomères, les segments nouveaux, au nombre variable de seize à vingt, arrivent presque au centre de l'œuf; ils y laissent pourtant une petite cavité, de dimensions encore minimes, première indication du futur blastocœle. Leur forme est telle, que leur hauteur, égale au rayon de la sphère ovulaire, excède de peu la largeur de leur base. Celle-ci est légèrement surélevée en son milieu, de manière à bomber quelque peu (fig. 29, 30, Pl. VI).

Plus tard, ces segments s'étant subdivisés eux-mêmes, le nombre des blastomères atteint une quarantaine. A ce moment, un autre phénomène commence à se manifester : l'amplification de la petite cavité centrale. A mesure que les segments se fragmentent suivant des plans radiaires, ils perdent quelque peu de leur hauteur, et cette diminution a pour effet de laisser, au centre même de l'œuf, un plus grand espace que précédemment. Cette perte n'est qu'apparente du reste ; dans la réalité, il n'y a point disparition d'une portion du vitellus. Les blastomères sont un peu plus larges qu'ils ne le seraient si ce phénomène n'existait point. On se rend compte du fait en comparant des ovules composés sensiblement du même nombre de segments, et dont les uns n'ont pas encore subi cet accroissement de l'espace

central, alors que les autres l'offrent déjà ; dans la moyenne, les seconds sont un peu plus grands que les premiers. Cette différence ne peut se comprendre qu'à une condition : l'amplification de la cavité centrale ne s'accomplit point aux dépens du vitellus qui diminuerait sa masse ; mais elle se fait grâce à un étirement de la substance vitelline, qui, tout en se morcelant pour donner les blastomères, restreint son épaisseur pour augmenter sa surface.

La question a une certaine importance, et j'ai tâché de l'élucider dans ce cas particulier. Si cette amplification s'effectue au seul détriment de la masse du vitellus, il ne s'agit ici, pour ce dernier, que d'une perte de son eau de constitution, du moins dans le principal. Ce produit liquide s'amasse au centre de l'œuf, et, en augmentant lui-même, donne peu à peu l'espace blastocœlien empli de son contenu. Mais si elle résulte d'un étirement du vitellus, qui, d'abord compact, se creuse d'une cavité interne pour augmenter sa surface, le phénomène a une autre portée. L'œuf, avant de donner les ébauches embryonnaires, perd sa nature première de corps plein pour se changer en une vésicule ; il accroît son plan de contact avec les milieux environnants ; il diminue son épaisseur, et il se munit d'une cavité centrale pour faciliter les échanges nécessaires à l'entretien de la vie. Il se comporte comme un élément actif vis-à-vis des milieux, et actif par lui-même, par ses propres forces, par les relations qu'il possède déjà avec ces derniers. Il se modifie en conséquence ; il amplifie sa surface fonctionnelle, et il acquiert un organe, la cavité centrale, destinée à lui rendre ses échanges plus aisés comme plus intenses.

Au moment où l'ovule comporte trente à quarante blastomères, sa cavité centrale, de forme assez irrégulière, possède un diamètre égal à la moitié environ de la hauteur des blastomères eux-mêmes. Sphérique ou ovalaire, ses bords sont sinueux, car les sommets internes de tous les segments s'avancent en saillie dans son intérieur. Il arrive assez souvent de voir en elles quelques éléments cellulaires en petit

nombre. Ceux-ci ont une largeur égale, au moins, à celle des zones internes des blastomères, et non pas inférieure. En examinant avec soin les ovules ainsi constitués pour connaître les connexions de ces cellules, on s'aperçoit qu'elles correspondent presque toujours à des sommets internes de blastomères, plus longs que leurs voisins, et s'avançant davantage dans la cavité centrale. Elles ne sont pas indépendantes; elles n'équivalent pas à des éléments autonomes situés en dedans des blastomères normaux, et provenant d'eux par des divisions tangentielles. Dans quelques cas seulement ce dernier fait m'a paru être exact; mais, à cause de sa rareté, il n'est point possible de lui accorder une importance dans la production des éléments du jeune embryon (fig. 31, 32, Pl. VI).

La segmentation ovulaire continue ensuite, et la cavité centrale s'accroît de son côté pour devenir le blastocœle. Par ces deux moyens, l'œuf se convertit en morule, puis en blastule. Plusieurs phénomènes concomitants s'accomplissent pour en arriver à ce résultat, et pour donner à la blastule du *Phoronis* la forme particulière, qui nécessitera une gastrulation opérée suivant un mode spécial (fig. 7, 8, 9, Pl. II; fig. 33, 34, 35, Pl. VI).

Les blastomères augmentent en nombre et deviennent plus petits. Comme la division s'opère à peu près exclusivement suivant des plans radiaires, la diminution de taille porte de préférence sur leur largeur. Tous ont la même forme et des dimensions presque identiques : coniques, ils s'étendent, juxtaposés les uns aux autres, du blastocœle interne jusqu'à la surface extérieure de l'œuf. Dans la moyenne, au moment où la blastule parvient à la période d'état, leur nombre est de trente à quarante pour chaque section axiale de cette dernière.

Lorsque l'ovule segmenté se compose seulement de soixante à quatre-vingts blastomères, les bases externes de ces derniers se soulèvent en éminences un peu bombées; la surface ovulaire paraît constituée, de ce fait, par l'associa-

tion de petits mamelons groupés côte à côte. Cette disposition se maintient encore quelque peu dans la suite ; puis elle s'atténue, car les mamelons se dépriment à mesure qu'ils deviennent plus nombreux. Finalement, la blastule étant achevée, les saillies sont faibles, difficiles à discerner. La surface est plus régulière; elle achève de l'être pendant les phases de la gastrulation.

Le blastocœle s'amplifie ; sphérique ou légèrement ovalaire, son diamètre moyen égale, ou peu s'en faut, la hauteur des blastomères. Il contient une substance transparente, sans doute liquide; mais je n'ai pu avoir sur ce point des indications suffisantes. Plus tard, au moment de la production du mésoderme, plusieurs des éléments de ce feuillet dénotent, par l'aspect de leurs prolongements, que cette substance possède une cohérence suffisante pour les soutenir. Actuellement, il est impossible d'affirmer quoi que ce soit à cet égard. Dans certains cas, le blastocœle paraît renfermer des éléments cellulaires, mais, comme dans les phases précédentes, ceux-ci équivalent, pour la plupart, aux sommets internes très proéminents de plusieurs blastomères. D'habitude, la cavité blastocœlienne est libre, c'est-à-dire privée de cellules contenues en elle.

La membrane vitelline disparaît au cours de la segmentation. Les époques de sa perte diffèrent suivant les œufs. En tout cas, cette enveloppe n'existe plus au moment où la blastule s'achève. Cette dernière est, alors, incluse directement dans la gangue muqueuse, qui unit les ovules les uns aux autres en s'attachant aux tentacules du générateur.

La blastule achevée est plus grosse que l'œuf dont elle provient; cette amplification résulte de celle de l'espace central qui se change en cavité blastocœlienne. Sa forme est ovalaire; son grand axe l'emporte légèrement sur le petit, mais l'ovale est pourtant bien dessiné. Son blastoderme se compose d'une seule rangée d'éléments coniques, juxtaposés, dont la hauteur égale environ le quadruple ou le quintuple de la largeur de la base externe. Chacun d'eux

possède un noyau situé dans la partie la plus large de la cellule, non loin de la surface blastulaire. L'épaisseur du blastoderme est égale partout ; tous les blastomères paraissent identiques comme dimensions et comme structure. Aucune région spéciale, aucun pôle à caractères particuliers ne s'est différencié. Le blastocœle, relativement étroit, est ovalaire également; sa forme découle de celle de la blastule dont il occupe l'intérieur.

II. Résumé et critique des observations. — *En résumé*, l'ovule du *Phoronis Sabatieri* subit une segmentation totale, faiblement inégale dans ses premières phases, sensiblement égale par la suite. Cet ovule est alécithe. Les plans de division des blastomères sont presque toujours radiaires ; ils se dirigent vers le centre de l'œuf. Un blastocœle, dont la première indication se manifeste hâtivement, prend naissance dans l'intérieur de l'embryon. Par tous ces moyens, l'ovule se convertit en une blastule, munie d'un blastocœle étroit; le blastoderme, épais, formé de longues cellules coniques, est homogène, car il ne présente aucune différenciation en régions particulières.

Critique. — Une première contestation entre les auteurs porte sur le lieu et le moment de la fécondation. *Phoronis* est hermaphrodite ; les éléments sexuels ne mûrissent pas en même temps, mais la différence est faible ; ils commencent par tomber dans la cavité générale du générateur, puis ils parviennent au dehors en passant par les néphridies. Kowalevsky, d'après *Ph. hippocrepis*, soutient que la fécondation se produit dans la cavité générale même ; la segmentation y commence. Cori, d'après *Ph. psammophila*, est d'un avis contraire ; la fécondation est extérieure ; elle ne se fait qu'après l'émission des éléments reproducteurs et leur arrivée dans l'eau de la mer. Mes observations sur *Ph. Sabatieri* me conduisent à une opinion semblable à celle de Cori. Le développement débute, d'ordinaire, dans le

mois d'avril, plus ou moins tôt, suivant que la saison est plus ou moins avancée. Il n'est pas rare de trouver, à cette époque, des individus dont les amas ovulaires, pris dans le panache tentaculaire, se composent d'œufs non encore segmentés, ou divisés seulement en deux et quatre blastomères. D'après ces faits, la segmentation paraît ne débuter qu'après la sortie des ovules et leur groupement en amas. Or, à moins de supposer, chose peu probable, qu'une assez longue période de temps sépare la fécondation de la division ovulaire, il faut bien admettre que la première s'effectue lorsque les œufs sont devenus extérieurs.

Cette constatation a une assez grande importance. Si l'opinion de Kowalevsky était exacte, chaque individu féconderait ses œufs avec ses propres spermatozoïdes; aucun croisement ne se manifesterait en ce cas. Si l'avis de Cori et le mien sont vrais, les croisements sont, par contre, des plus fréquents. A mon sens, les choses se passent de la manière suivante. Les *Phoronis* ont l'habitude de vivre rassemblés en grand nombre dans un espace restreint. Lorsque les spermatozoïdes arrivent à maturité, ils tombent dans le liquide de la cavité générale des générateurs, s'engagent dans les néphridies, et parviennent dans l'eau environnante. Ils nagent en grand nombre, ceci fait, dans cette eau qui entoure les générateurs. Ils ne restent pas forcément auprès de l'individu qui les a produits, mais peuvent aller vers ses voisins, soit par leurs propres forces, soit par les mouvements de l'eau elle-même. Peu après, les ovules suivent le même chemin et parviennent aussi dans la mer. La fécondation a lieu dès leur sortie; mais il n'y a aucune raison pour que le spermatozoïde fécondant dérive de l'être qui fournit les ovules. La cellule mâle peut provenir d'un autre individu; et ceci doit se faire souvent, à cause des faibles distances qui séparent les *Phoronis*. Le croisement est des plus aisés, au moins autant que l'autofécondation. L'union accomplie des spermatozoïdes et des œufs, ceux-ci se groupent en amas qui s'attachent aux tentacules du

générateur, et leur évolution embryonnaire commence.

Les auteurs qui ont observé la segmentation, Kowalevsky, Metschnikoff, Caldwell, Fœttinger, sont d'accord entre eux et avec moi-même sur plusieurs données importantes. Leurs études ont porté, de préférence, sur *Phoronis hippocrepis*. L'œuf est alécithe. La segmentation est totale. L'ovule segmenté se change en une blastule à l'épais blastoderme formé de longues cellules coniques. Ces notions paraissent dès lors bien assises ; elles expriment vraiment les faits, puisque tous les ont constatées.

Mais il est des divergences qui résultent de ce qu'ils n'ont pas suivi phase par phase la marche de la segmentation, et qu'ils se sont contentés, parfois, d'observations superficielles. Les principales d'entre elles tiennent à la présence ou à l'absence de la différenciation blastomérique, et à la nature des cellules situées dans la cavité blastocœlienne.

Suivant Kowalevsky, le pôle animal et le pôle végétatif sont déjà reconnaissables au début de la segmentation, alors que l'ovule est seulement scindé en huit blastomères ; de même, la blastule s'étire pour devenir ovalaire, suivant un plan qui divise le blastoderme en deux parts, l'une animale, l'autre végétative. D'après Caldwell, l'œuf étant segmenté en quatre quadrants, ceux-ci sont inégaux, les deux plus petits étant destinés à donner l'ectoderme futur, les deux plus gros l'endoderme. Les autres auteurs insistent peu sur la segmentation, et se bornent à signaler sa nature faiblement inégale. Pour moi, dans l'ovule du *Ph. Sabatieri*, aucun indice de différenciation blastomérique ne se manifeste durant la segmentation, quelle que soit la phase. En outre, il me semble qu'il en est de même pour les œufs examinés par Kowalevsky et par Caldwell. Les interprétations données par ces auteurs sont inexactes. Ceux-ci se sont bornés à examiner un petit nombre des moments de la segmentation ; ils ne les ont pas tous suivis dans leur entière succession. S'ils avaient procédé autrement, ils auraient vu, comme moi-même, les gros blastomères du début four-

nir des éléments identiques à ceux qui proviennent des petits; ils auraient vu l'inégalité s'atténuer peu à peu et disparaître, à mesure que la segmentation progresse. Quant à cette idée de Kowalevsky, que la blastule comporte deux parts, je la considère comme prématurée. Une des moitiés du blastoderme s'invaginera bientôt, dès la blastule faite, pour se convertir en endoderme. Mais, dans la blastule du *Ph. Sabatieri*, aucune particularité appréciable à nos sens ne la distingue de celle qui donnera l'ectoderme. La différence s'établira plus tard, par le fait de la gastrulation; elle n'existe pas encore dans la blastule. Il y en a une sans doute, qui nécessite et dirige le début de la gastrulation : elle ne réside pas dans la forme des blastomères, ni dans leur structure histologique.

Plusieurs auteurs ont signalé la présence, pendant la segmentation ovulaire, de cellules dans la cavité blastocœlienne; notamment Fœttinger et Schulz. Comme les éléments du mésoderme apparaissent, au cours de la gastrulation, dans cette même cavité, ces naturalistes, et surtout Fœttinger, pensent que les seconds dérivent des premières. D'après eux, les cellules mésodermiques initiales se forment pendant la segmentation, et se placent dans le blastocœle; elles augmentent en nombre par la suite, grâce à des divisions répétées, et elles donnent ainsi naissance au feuillet moyen. Schultz est le moins catégorique des deux : ces cellules débutent seulement vers la phase blastulaire, et se détachent du blastoderme. Cette opinion ne s'écarte pas trop de la réalité, car, parfois, les éléments initiaux du mésoderme se façonnent dès la phase blastulaire dépassée, au commencement de la gastrulation. Fœttinger est plus explicite. Suivant lui, le feuillet moyen dérive d'éléments engendrés lorsque l'ovule comporte seulement huit blastomères. Ces cellules se placent dans le blastocœle en voie de formation. Elles sont fort petites, au point que l'auteur se demande si elles sont vraiment des cellules entières, ou de simples noyaux. Elles contiennent une ou plusieurs gra-

nulations comparables à des nucléoles. On les voit en examinant l'œuf par transparence après emploi de l'acide acétique pur.

Ces diverses données conduisent à une suspicion légitime. L'auteur ne fournit aucune indication précise sur ces éléments, ni sur leur destinée au sujet de la production du mésoderme par eux. Il s'attache surtout à signaler leur présence au cours de la segmentation, et dès ses premières phases. Or, leur petitesse, leur structure histologique, portent à penser qu'il s'agit ici de productions anormales, déterminées par l'action de l'acide acétique sur le vitellus des blastomères. Ce ne sont point des initiales mésodermiques, mais des produits accidentels. Et il est d'autant plus difficile d'accepter l'opinion de l'auteur, que celui-ci ne démontre point comment ces éléments sont capables d'engendrer le feuillet moyen.

La cavité blastocœlienne renferme vraiment des cellules, dans certains cas, mais ces dernières ne sont d'ordinaire que les sommets internes des éléments blastodermiques; leur indépendance est apparente ; sur des coupes optiques, on les voit se rattacher progressivement aux blastomères dont elles font partie. Sur des coupes réelles, on les voit se rattacher de même, en suivant la série de ces coupes, et en ne se bornant pas à l'étude de l'une d'elles qui paraîtrait plus probante que les autres. Les contestations entre les auteurs découlent souvent d'erreurs dans la méthode d'observation. Si l'on s'efforçait de ne rien oublier, d'éviter de se fixer à un fait en négligeant ses voisins, on connaîtrait davantage et on disputerait moins.

§ 2. — Gastrulation.

I. Exposé des observations. — Quels que soient les procédés mis en œuvre dans le début des développements embryonnaires, les feuillets sont formés en deux temps, plus ou moins distincts et reconnaissables. D'abord, le blasto-

derme, perdant sa simplicité première, se dédouble en deux feuillets primordiaux ; le protectoderme (ectoderme primitif), et le protendoderme (endoderme primitif, mésoendoderme, mésoendoblaste). Puis le protendoderme se subdivise, à son tour, en deux feuillets complémentaires : l'endoderme et le mésoderme. Celui-là, parmi ces derniers, répond à la persistance directe, sur place, du protendoderme initial ; celui-ci, formé par le protendoderme, dérive de sa substance, et se place en dehors de lui, contre la surface interne du protectoderme. En somme, le protendoderme donne naissance aux ébauches du mésoderme ; après quoi il demeure comme endoderme définitif. Ces ébauches se trouvent capables de continuer, au moins en grande part, leur développement par leurs propres forces. Le jeune embryon comprend alors trois feuillets : le protectoderme, qui reste en qualité d'ectoderme définitif ; le mésoderme, et l'endoderme. Plusieurs auteurs admettent, pour divers animaux, que le mésoderme provient du protectoderme. Sans entrer ici dans des discussions relatives à ce sujet délicat, il importe de remarquer que, même en ce cas, les deux temps ne font point défaut. Les deux feuillets primordiaux s'affirment en premier lieu ; puis, l'un d'eux se dédoublant, les trois feuillets définitifs se trouvent produits et délimités.

Les Phoronidiens ne font point exception à la règle. Les trois feuillets prennent naissance, chez eux, en deux temps, en deux phases successives et distinctes.

Formation des deux feuillets primordiaux. — Le blastoderme de la blastule du *Phoronis* donne les deux feuillets primordiaux par le procédé de la gastrulation. Seulement la gastrulation ne s'accomplit point d'après le mode habituel. Au lieu de se faire par invagination, elle s'effectue par incurvation. Dans l'invagination, une partie du blastoderme se déprime, et pénètre dans l'espace limité par la seconde partie qui demeure en place ; la première, devenue interne,

donne le protendoderme ; la seconde, qui reste extérieure, correspond au protectoderme. Par contre, dans l'incurvation, la blastule commence par s'aplatir et par se changer en un disque circulaire ; ensuite, celui-ci s'incurve, se creuse tout entier, de manière à rendre l'une de ses faces intérieure et l'autre extérieure. Celle-là produit le protendoderme, et celle-ci le protectoderme. La raison d'une telle différence entre les deux procédés de la gastrulation tient aux dimensions de la cavité blastocœlienne. Cet espace est ample dans l'invagination ; aussi la portion protendodermique du blastoderme peut-elle s'y déprimer à l'aise. En revanche, il est étroit dans l'incurvation ; il en résulte que l'invagination est impossible, vu le défaut de place. La blastule est obligée de s'incurver en entier pour devenir une gastrule.

La blastule achevée, vers la fin des phases de la segmentation, est d'un ovale régulier. Elle ne tarde pas à perdre cette allure symétrique. On peut, au début des modifications actuelles, la considérer comme formée de deux moitiés égales, unies entre elles suivant un plan médian et longitudinal. Ces deux moitiés sont identiques, sous le double rapport de la structure et de l'aspect de leurs éléments blastodermiques. Elles sont semblables et superposables. Cette similitude va disparaître. L'une des moitiés cesse d'être convexe, elle s'aplatit d'une façon progressive, et elle finit par se rendre plane. Par contre, l'autre accentue davantage sa saillie extérieure. Les deux phénomènes vont d'une manière corrélative, sans que la masse totale de l'embryon se modifie : l'un gagne ce que l'autre perd (fig. 10, Pl. II ; fig. 36, Pl. VI).

Les dispositions premières ont alors changé. La blastule n'a plus sa forme ovalaire. Elle est devenue hémisphérique. Elle offre deux faces : l'une fortement bombée, plus qu'elle ne l'était au commencement de ces transformations ; l'autre aplatie et plane. Sa masse entière n'a point varié dans l'ensemble ; seulement, l'axe longitudinal s'est

quelque peu accru au détriment des axes transversaux. Ces variations résultent, par voie de conséquence, des étirements mécaniques, subis par le blastoderme. La blastule se comporte comme un corps élastique, qui modifie sa forme dans un sens déterminé sans perdre de son volume.

Les phénomènes ne s'arrêtent pas là, et vont plus loin encore. La blastule continue à s'aplatir, et, en même temps, elle s'incurve. Ces deux phases s'accomplissent à la fois ; elle se complètent l'une l'autre, pour aboutir à la production de la gastrule. Si la première existait seule, la blastule se changerait en un disque circulaire, aplati, dont la face inférieure serait donnée par une moitié du blastoderme et la face supérieure par l'autre moitié. Mais, surajoutée à la seconde, la face inférieure devient interne, et la supérieure externe. Ces deux transformations s'effectuent avec un parfait synchronisme, et ne se succèdent point.

La face inférieure et plane de la blastule commence par se déprimer, par entrer en dedans, pour rapprocher son fond de la face supérieure. Ce mouvement dépressif, une fois ébauché, continue sans s'arrêter. La face inférieure prend, l'aspect d'une coupe, d'abord évasée, ensuite de plus en plus profonde. La face supérieure se comporte d'après ce phénomène ; elle conserve sa saillie extérieure, elle reste convexe, mais elle s'étire de manière à envelopper la précédente, à l'entourer de tous les côtés. La blastule s'est alors changée en une gastrule à deux feuillets. Celle-ci possède à peu de chose près les mêmes dimensions extérieures que celle-là. Elle contient une cavité centrale, celle de la dépression, qui communique avec l'extérieur par une large ouverture, presque aussi ample qu'elle. Cette cavité est limitée par l'ancienne face inférieure de la blastule, à son tour entourée par l'ancienne face supérieure. Ces deux parties du blastoderme ont perdu leurs relations initiales : l'une est interne, l'autre externe, toutes deux se trouvant concentriques et formant une paroi double à la cavité

centrale. La gastrule est alors constituée (fig. 12, Pl. II; fig. 38, Pl. VI).

Cette gastrule présente la structure typique; sa forme est celle d'une sphère réduite aux trois quarts. Elle renferme un *enteron* (*archenteron* des auteurs), qui répond à la cavité de la dépression. Cet entéron s'ouvre au dehors par un large *entéropore* (*blastopore* des auteurs), médian, c'est-à-dire situé au centre même de la face qui le porte, et circulaire. Il est limité par le protendoderme, qui dérive de la face inférieure de la blastule en voie de dépression. La surface gastrulaire est constituée par le protectoderme, qui provient de la face supérieure de l'ancienne blastule. Les qualificatifs *inférieure* et *supérieure* ont été employés ici pour faciliter les descriptions, et pour donner aux parties une orientation conforme à celle de la larve future.

Le protectoderme et le protendoderme découlent, à égal titre, du blastoderme blastulaire. Ils se raccordent l'un à l'autre par leurs bords, unis en un épais bourrelet autour de l'entéropore. Leurs structures sont peu dissemblables. Tous deux se composent de cellules cylindriques, environ trois à quatre fois plus hautes que larges. Leur allure diffère peu, par suite, de celle du blastoderme dont ils dérivent. Il est, pourtant, quelques oppositions importantes à signaler. En totalisant les surfaces occupées par les deux feuillets primordiaux, leur somme est supérieure de beaucoup à celle du blastoderme primitif. La face inférieure de la blastule s'est amplifiée en se déprimant pour devenir le protendoderme; de même, la face supérieure s'est accrue pour envelopper celle-ci de toutes parts. Toutes deux se sont étirées à la façon de lames élastiques, pour subir de telles modifications. Pourtant leur masse n'a pas changé, du moins dans des proportions appréciables. Afin de concilier ces deux termes, les deux couches cellulaires se sont amincies; elles ont perdu de leur épaisseur pour permettre leur gain en surface. De plus, la segmentation cellulaire a continué en elles, s'effectuant toujours suivant des plans

radiaires ; aussi leurs éléments sont-ils devenus plus petits et plus nombreux que les blastomères du blastoderme initial.

Le blastocœle a subi le contre-coup de ces transformations. Il conserve son volume ; il paraît ne supporter aucune diminution, ni aucune augmentation ; mais il modifie son allure d'après les données nouvelles. Il se modèle sur les feuillets, qu'il sépare l'un de l'autre. Au début de la dépression blastulaire, lorsque la face inférieure devient plate, il perd son aspect ovalaire, il offre également une paroi convexe et une paroi plane. Plus tard il s'amincit et s'étire, il se change en un espace étroit, courbé sur lui-même en cuvette offrant des coupes en croissant ; il sépare la face déprimée de la face enveloppante. Plus tard encore, il parvient à son allure définitive dans la gastrule. Sa surface est plus grande que celle dont il était pourvu lors des phases blastulaires, mais son épaisseur est moindre. Il consiste en une fente comprise entre le protectoderme et le protendoderme. Son épaisseur, du reste, n'est point la même partout. Assez minime vers le milieu de la gastrule, où le blastocœle est presque virtuel, elle se trouve plus forte vers les bords, autour de l'entéropore (fig. 39, 40, 41, Pl. VII).

La particularité de cette gastrulation consiste dans son procédé même : l'incurvation. La blastule est une vésicule ovalaire, munie d'une paroi épaisse, simple. Elle se transforme en une deuxième vésicule, la gastrule, munie d'une double paroi. Pour cela, et en même temps, elle s'aplatit tout en se recourbant sur elle-même. Les deux phénomènes sont rigoureusement synchrones ; ils superposent leurs modalités, et ne les dissocient point. En outre, comme la masse de l'embryon ne varie pas ou change peu, la paroi est obligée de s'étirer en s'amincissant, afin de se prêter à l'augmentation de sa surface. Ces modifications s'accomplissent alors que l'embryon est inerte, attaché aux tentacules maternels. Elles donnent l'impression de changements occasionnés par les variations mutuelles de pièces élastiques

et liées, dont l'agent fondamental se trouve dans la substance embryonnaire elle-même, et non pas seulement dans les milieux extérieurs, avec lesquels cette substance n'a encore aucune relation directe.

Formation des trois feuillets définitifs. — Cette formation se réduit à un seul phénomène : la production, aux dépens du protendoderme, des premières cellules du feuillet moyen. Le protectoderme est indifférent à cet égard ; il se borne à demeurer comme ectoderme définitif. Le protendoderme, par contre, se subdivise en endoderme et mésoderme. Ce phénomène commence pendant la gastrulation, pour se continuer au cours des phases ultérieures. Il consiste essentiellement en la genèse d'un mésenchyme par un épithélium ; celui-ci est le protendoderme, celui-là le mésoderme.

Vers le milieu et surtout vers la fin de la gastrulation, car les époques varient quelque peu suivant les embryons, la cavité blastocœlienne contient plusieurs cellules dans son intérieur. Ces dernières sont vraiment autonomes. Les coupes réelles et les coupes optiques les montrent munies de contours arrêtés, séparées des éléments des deux feuillets primordiaux. Leur nombre est fort restreint, trois ou quatre au plus dans le début ; il va, du reste, en augmentant, à mesure que l'embryon progresse. Elles sont ovalaires, environ plus petites du tiers que les éléments des feuillets. Elles s'intercalent au protectoderme et au protendoderme, à cause de l'étroitesse du blastocœle ; elles sont prises souvent entre les deux, et comme comprimées par leur pression. Plusieurs émettent des expansions amœboïdes, assez courtes (fig. 40, 41, 42 et suivantes, Pl. VII).

D'où proviennent ces cellules ? Elles peuvent avoir trois origines : ou dériver à la fois des deux feuillets primordiaux, ou se détacher seulement du protectoderme, ou seulement du protendoderme. Cette dernière provenance est la vraie. On ne peut, en cette occurrence, puiser des renseignements certains dans la présence et la forme des fuseaux

JUL 27 1910

de segmentation cellulaire. Car les éléments des deux feuillets en possèdent, orientés de diverses manières, à la suite de leur multiplication excessive et de l'étirement qu'ils subissent. Il faut s'adresser à d'autres indications.

Vers la fin de la blastulation et le début de la gastrulation, les blastomères, juxtaposés les uns aux autres, n'ont point leurs deux extrémités vraiment planes. Les bases extérieures sont bombées vers le dehors; et, de même, les sommets intérieurs font saillie en dedans, dans la cavité blastocœlienne. Sous l'influence de l'amplification en superficie, de l'étirement qui en résulte, et de la multiplication abondante, ces saillies s'effacent progressivement; elles diminuent peu à peu, et cèdent la place à des surfaces planes. Cette modification s'accomplit assez rapidement pour la face externe du protectoderme, tournée vers l'extérieur, et pour la face interne du protendoderme, qui entoure l'entéron. Elle se produit aussi vite pour la face interne du protectoderme, qui circonscrit en dehors la cavité blastocœlienne, mais non pour la face externe du protendoderme, qui limite en dedans la même cavité. Les sommets profonds des cellules protendodermiques demeurent bombés, et se dressent même en saillies plus fortes que précédemment. Ces mamelons avancent dans la cavité blastocœlienne et y proéminent. Tous n'ont pas la même grosseur, car les cellules diffèrent entre elles à cet égard. En les suivant avec attention, notamment sur des coupes optiques, qui montrent le phénomène dans tous les détails, si l'on a soin d'examiner plusieurs embryons du même âge et de la même provenance, on s'aperçoit que ces mamelons se détachent des cellules dont ils dépendent, se placent dans la cavité blastocœlienne, et y deviennent les premiers éléments mésodermiques. Les coupes réelles indiquent, à leur tour, qu'il s'agit ici d'une division inégale des cellules protendodermiques. Ces dernières se scindent en deux parts dissemblables: l'une superficielle, plus grosse, qui reste intercalée dans la couche du protendoderme, et

qui continue à appartenir à son épithélium; l'autre, plus petite, qui parvient dans le blastocœle, et, séparée de la précédente comme de ses similaires, s'y comporte comme un élément mésenchymateux.

Le protendoderme seul est ici mis en cause. Le protectoderme ne joue aucun rôle; sa face interne demeure plane, et ses cellules ne portent aucun mamelon en saillie. Les éléments mésodermiques s'appliquent bien contre lui, mais les relations de contiguïté ne présupposent point des rapports de provenance; ils agissent ainsi à cause de l'étroitesse du blastocœle, dont la lumière est plus petite que leur propre largeur. Les cellules protendodermiques sont les seules à donner ces éléments. Elles les produisent d'une façon irrégulière, dans le temps comme dans l'espace. Elles ne procèdent pas en même temps à cette genèse; elles le font par intervalles. Celles qui se subdivisent ensemble ne sont pas contiguës; elles se trouvent séparées souvent par de leurs congénères qui n'ont pas encore donné naissance à des éléments mésodermiques, ou qui viennent d'en engendrer. Par ces divers procédés, l'ébauche du feuillet moyen se compose de cellules dissociées, séparées les unes des autres. Elle offre tous les caractères d'un vrai mésenchyme; et ce mésenchyme provient d'un épithélium qui est le protendoderme.

Ce phénomène ne cesse point avec la gastrulation. Il continue par la suite. Il se complique même, en ce sens que les cellules mésodermiques sont capables de se subdiviser par leurs propres forces, pour augmenter leur nombre. Le protendoderme se dédouble ainsi en deux feuillets : l'endoderme, épithélial comme lui, et dérivant de lui par sa persistance en sa place, après la formation faite du mésoderme ; le mésoderme, mésenchymateux, dont les éléments dérivent isolément, et à divers intervalles, des cellules protendodermiques.

II. Résumé et critique des observations. — *En résumé,*

la blastule du *Phoronis Sabatieri* se convertit en une gastrule. Le procédé de cette transformation ne consiste pas en une invagination, comme il en est d'ordinaire chez les autres animaux, mais en une incurvation. Pour cela, et en même temps, ces deux phénomènes étant synchrones, la blastule s'aplatit en un disque, et s'incurve sur elle-même. L'aplatissement et l'incurvation s'accomplissent à la fois. La gastrule achevée se compose des deux feuillets primordiaux habituels, le protectoderme et le protendoderme. Celui-ci entoure un entéron assez ample, qui s'ouvre à l'extérieur par l'entremise d'un large entéropore central; la gastrule est alors symétrique par rapport à un axe passant par le centre de l'entéropore et par celui de l'entéron. Le blastocœle ne disparaît point; seulement il se convertit en une fente étroite. Le blastoderme de la blastule est obligé de s'étirer, d'augmenter sa surface et de diminuer son épaisseur, pour donner les deux feuillets primordiaux. Le mésoderme commence à prendre naissance vers le milieu ou vers la fin de la gastrulation; son ébauche consiste en un mésenchyme, formé encore d'un petit nombre d'éléments, qui proviennent isolément des cellules du protendoderme.

Critique. — Les auteurs qui ont examiné la gastrulation et la production des feuillets chez les Phoronidiens sont : Kowalevsky, Metschnikoff, Caldwell, Föttinger et Schulz. Leurs recherches ont surtout porté sur *Phoronis hippocrepis*. Tous ont vu la gastrulation s'opérer comme je viens de la décrire pour *Ph. Sabatieri,* ou peu s'en faut; mais ils n'ont point insisté à son égard. La modalité spéciale de ce phénomène leur a échappé. Il faut recourir à leurs descriptions, des plus brèves, et à leurs dessins plus explicites, quoique fort incomplets, pour se rendre compte que les faits sont semblables chez les deux espèces. L'origine des feuillets du mésoderme, notamment, les préoccupait de préférence. Leurs opinions à cet égard sont des plus dissemblables.

Kowalevsky fait provenir le mésoderme du protectoderme. Cet auteur a pris sûrement les relations de contiguïté des éléments de ces deux couches comme exprimant la provenance. Ses recherches sont anciennes, du reste; leur publication remonte à 1867, et les ressources de la technique d'alors ne permettaient pas trop de faire des observations précises sur des sujets aussi délicats.

Caldwell admet deux origines pour le mésoderme : l'une ectodermique, l'autre endodermique. Ce feuillet, à son début, se compose, suivant ce naturaliste, de quatre ébauches, groupées en deux paires. La paire antérieure dériverait du protendoderme, et la postérieure du protectoderme. Cette opinion, inexacte à mon sens, sera discutée dans le paragraphe suivant; car il est nécessaire, pour la comprendre, de connaître l'état du feuillet moyen dans les phases qui succèdent à la gastrulation.

Pour Fœttinger, le mésoderme dérive des cellules, petites et nombreuses, qui se trouvent dans la cavité blastocœlienne dès la segmentation ovulaire. Comme l'avis, relatif à la présence de ces cellules, résulte de défauts de préparation ou d'erreurs d'observation (Voy. § 1er), il est inutile d'insister davantage. L'auteur a conclu, de l'existence de ces éléments pendant la segmentation, et de celle des premières cellules mésodermiques pendant la gastrulation, à la production de celles-ci par ceux-là; la succession dans le temps en la même place lui a paru être une preuve de l'origine. Il a oublié de démontrer, et la nature des premiers, et les procédés génétiques des secondes. Le même reproche peut s'adresser à Schulz. Ce dernier, ayant vu dans la blastule des cellules blastocœliennes, et des cellules mésodermiques dans le blastocœle de la gastrule, opine que celles-ci proviennent de celles-là. Or, non seulement il ne le démontre point, car son avis se borne à joindre deux représentations isolées dans le temps, mais encore son idée, sur l'existence des cellules blastocœliennes en grande quantité, découle d'une erreur d'observation.

Metschnikoff seul, dans son mémoire de 1882, publie une suite d'observations sur la production du mésoderme. Mais l'auteur n'insiste, là-dessus, ni par son texte ni par ses dessins. Son travail est, en effet, d'ordre général; il traite de la gastrulation de plusieurs animaux et de la genèse mésenchymateuse du feuillet moyen, à la suite de la publication par les frères Hertwig de leur théorie du cœlome. Pourtant, il a tâché de voir l'origine première de ce feuillet; il a remarqué la naissance de ses éléments, isolés et dissociés, aux dépens du protendoderme. Le mésoderme commence à apparaître au moment de l'aplatissement de la blastule, qui se change en gastrule. Mais l'auteur s'arrête là; il n'a pas observé que le protendoderme continue à engendrer, par les mêmes moyens, des cellules mésodermiques bien après la gastrulation. Il a commis quelques inexactitudes, d'importance fort secondaire; les premiers éléments mésodermiques sont trop gros; ils ne s'amassent pas exclusivement dans la partie antérieure de l'embryon; le lobe préoral ne se dessine pas aussi tôt, et n'est pas aussi large dès son début. En somme, Metschnikoff a essayé d'observer directement la formation du mésoderme, et il a vu, comme moi-même sur *Ph. Sabatieri*, les éléments de ce feuillet s'ébaucher selon le procédé mésenchymateux, aux dépens du protendoderme. Les observations réelles faites sur deux espèces différentes conduisent au même résultat. Aussi est-on fondé à penser que cette origine du feuillet moyen s'applique à tous les Phoronidiens.

§ 3. — Formation de la larve.

La gastrulation accomplie, le jeune embryon possède seulement les ébauches de ses trois feuillets, celle de la cavité blastocœlienne, et celle de son entéron. Toujours attaché aux tentacules de son générateur, il poursuit son évolution jusqu'au moment où il est capable de nager, de

se déplacer par lui-même. Il revêt alors une allure de jeune Actinotroque. Pour en arriver à cette fin, il modifie, d'une manière progressive, sa forme extérieure, et il perfectionne les ébauches qu'il a déjà. Ces deux ordres de phénomènes s'effectuent d'une façon concomitante; ils s'accompagnent d'une sensible amplification du volume du corps.

I. Modifications de la forme extérieure. — La gastrule, à son début, est presque sphérique. Pourtant, une part de sa surface, munie de l'entéropore, est déprimée, à cause même de la présence de cet orifice. En somme, l'aspect est à peu près celui d'une sphère réduite à ses trois quarts. L'entéropore est large, de contour circulaire. Il occupe le centre même de la face où il est placé; son diamètre égale environ le tiers de celui du corps entier. La gastrule, en ce moment, est symétrique par rapport à un axe qui passerait par le centre de l'entéropore et par celui de l'entéron (fig. 13, Pl. III; fig. 41, Pl. VII).

Le changement qui succède à l'établissement de la phase gastrulaire consiste en une diminution de l'entéropore. La cavité entérique de la gastrule s'élargit et s'approfondit; par une conséquence toute mécanique, l'entéropore contracte ses bords et devient plus petit. Il ne se ferme point cependant, et demeure toujours ouvert. Son diamètre égale seulement le quart de celui de la gastrule. Il perd, en outre, sa forme circulaire; il devient ovale, son grand axe l'emportant presque de la moitié sur le petit. Cette modification résulte du mode de la croissance subie alors par la gastrule, qui commence à s'indiquer, et va s'accentuer davantage par la suite (fig. 15, 16, 17, Pl. III; fig. 42 et suivantes, Pl. VII).

La gastrule s'amplifie, en effet, mais non avec égalité. Au lieu de conserver, tout en augmentant ses dimensions, sa forme circulaire, elle se rend progressivement ovalaire. Ce phénomène tient à ce fait, que la croissance de l'embryon est plus grande dans l'une de ses parties que dans les autres. Il est permis, pour le faire comprendre, de diviser le

corps en trois zones : l'une médiane, qui correspond à la bande où se trouve l'entéropore; les deux autres terminales, comparables à des calottes, dont l'une est placée en avant de l'entéropore, l'autre en arrière. Cette dernière est seule à grandir. La calotte antérieure ne s'accroît point encore, et la bande médiane s'amplifie peu. Partant, la gastrule change d'allure. Sa calotte postérieure augmentant plus que les autres parties, son corps perd son aspect globuleux et devient ovalaire. Il est désormais asymétrique. Il possède deux axes inégaux, l'un longitudinal, l'autre transversal, le premier l'emportant de plus en plus sur le second. En outre, au fur et à mesure de cette croissance des zones postérieures, l'entéropore, qui n'y participe point, se trouve reporté en avant. La forme de la gastrule est alors complètement modifiée. Le centre de l'entéropore et celui de l'entéron ne précisent plus le trajet d'un axe unique de symétrie. L'entéron s'accroît inégalement vers l'arrière, de façon à pénétrer dans la calotte postérieure, et l'entéropore se repousse vers l'avant. Cette amplification inégale a aussi pour résultat de donner à la cavité entérique des dimensions plus considérables. Dans les figures de la planche III, qui représentent des aspects extérieurs, les embryons sont dessinés avec leurs entéropores en haut et leurs faces ventrales à gauche, comme s'ils étaient debout. L'orientation réelle est donnée dans les figures des planches VII, VIII (sauf fig. 51 et 52), qui montrent les coupes de ces embryons.

Cet accroissement, suivant la direction nouvelle, continue pendant quelque temps, sans changer son orientation première. L'embryon en arrive à devenir franchement ovalaire. Son axe longitudinal est environ une fois et demie plus long que le transversal. L'entéropore est ovalaire, son axe longitudinal égale environ le cinquième de celui du corps. Son bord antérieur est séparé du pôle antérieur de l'embryon par une distance moindre de moitié que celle qui sépare son bord postérieur du pôle correspondant. Les axes de symétrie de la larve s'affirment dans leur état nouveau. Autre-

fois, la gastrule avait une symétrie radiaire, par rapport à un axe passant par les centres de l'entéropore et de l'entéron. Actuellement, l'embryon a une symétrie bilatérale par rapport à son axe longitudinal. Celui-ci, à cause de la direction de l'accroissement, est perpendiculaire à l'axe ancien. Tous ces faits réunis donnent au petit être une allure fort différente de celle qu'il possédait. De plus, quelques cils vibratiles, inertes, ou peu mobiles, commencent à apparaître sur lui. Ces éléments sont peu nombreux encore, très espacés les uns des autres. Les plus abondants, et ce caractère va persister, se placent sur les bords de l'entéropore, ou à son niveau, c'est-à-dire sur une bande équatoriale, transversale, perpendiculaire à l'axe longitudinal du corps. Cette zone, aux cils vibratiles plus serrés, est assez ample ; sa largeur égale la longueur de l'entéropore, ou même la dépasse parfois (fig. 16, 17, Pl. III ; fig. 47, Pl. VIII).

Puis une modification s'introduit dans l'accroissement, et rend encore plus grande l'asymétrie, la dissemblance entre les parties qui composent le corps. Peu à peu, les diverses régions de l'embryon s'ébauchent et s'accroissent par une différenciation continue. La calotte postérieure persévère dans l'augmentation de sa taille ; elle s'amplifie surtout suivant l'axe longitudinal du corps, de manière à proéminer de plus en plus. Mais la calotte antérieure ne reste plus inactive. Elle grandit aussi ; seulement sa prolifération ne s'accomplit pas dans le même sens que la calotte postérieure. Elle augmente de préférence sa partie qui surplombe l'entéropore et qui borde cet orifice en avant ; cette zone progresse au-devant de cette ouverture, comme pour la recouvrir. En même temps la calotte s'élargit par ses côtés, de manière à les raccorder à la partie surplombante. Plusieurs particularités résultent de cette croissance. La calotte élargit la majeure partie de sa surface ; aussi, en arrière d'elle, se trouve-t-il une bande étroite qui n'a point augmenté, et qui la sépare du reste du corps. Cette bande rétrécie est sensiblement située au niveau de l'entéropore. Cet élargissement

comporte une augmentation de surface, un étirement des parois. L'entéropore en supporte le contre-coup. Au lieu de conserver sa forme ovalaire, son grand axe étant parallèle à l'axe longitudinal du corps, il augmente dans le sens transversal, il diminue son grand axe pour accroître le petit, et, finalement, il prend l'aspect d'une ouverture dirigée transversalement, de longitudinal qu'il était autrefois.

Par ces divers moyens, l'embryon acquiert une forme caractéristique, déjà voisine de celle d'une jeune Actinotroque. Son corps est allongé ; son axe longitudinal égale à peu près le double du transversal. Il comprend trois parties, dissemblables d'aspect et de dimensions : la calotte antérieure, une zone intermédiaire, et la volumineuse région postérieure. La première constitue un lobe préoral, élargi latéralement, qui surplombe l'entéropore ; la seconde compose une sorte de zone collaire ; la troisième, environ deux fois plus forte que les deux autres réunies, fournit à elle seule le tronc de l'embryon. Chacune d'elles subit des modifications particulières. Le lobe préoral continue à grossir, en proéminant au-devant de l'entéropore, se plaçant à une certaine distance de lui, et avançant même au niveau de la part antérieure du tronc ; il délimite ainsi, entre lui-même et le reste du corps, un vestibule au fond duquel se trouve l'entéropore. L'accroissement du lobe préoral se fait de telle sorte que son bord ventral et ses côtés grandissent seuls ; sa face dorsale reste presque inactive. Aussi le vestibule est-il borné à la région ventrale de l'individu. La zone collaire est située au niveau de l'entéropore ; elle est bien marquée sur la face ventrale et les côtés de l'embryon, à cause de l'allure prise en ces points par le lobe préoral ; en revanche, elle ne se différencie point de ce dernier dans la face dorsale du corps, et elle y joint directement, suivant un même plan convexe, le lobe préoral au tronc. Enfin, ce dernier continue à s'allonger, sans offrir aucune différenciation complémentaire en parties distinctes (fig. 18, 19, 20. Pl. III ; fig. 49 et suivantes, Pl. VIII).

Plusieurs phénomènes se produisent encore; ils ont pour but de donner à l'embryon la forme et la structure d'une jeune Actinotroque encore privée de ses tentacules. Une ouverture se perce au sommet de la région postérieure; cet orifice étroit n'est autre que l'anus. L'entéropore persiste comme bouche de la larve future. Le lobe préoral, d'abord appliqué contre la part antérieure et ventrale du tronc pendant les premières phases de sa croissance, s'écarte de lui; le vestibule, virtuel à son début, s'amplifie par ce procédé et acquiert une certaine taille. La face ventrale du tronc, au lieu de demeurer convexe, se creuse, en arrière de l'entéropore, d'une gouttière peu profonde et largement ouverte. Ce sillon est longitudinal; il commence sur la lèvre postérieure de l'entéropore, où il est plus prononcé, et s'étend droit vers l'arrière; mais il cesse avant d'arriver à l'anus, et s'atténue progressivement. Les cils vibratiles augmentent en nombre, et commencent à battre. Les plus abondants sont situés sur la région collaire, et sur les bords du lobe préoral; ceux-là composent une large couronne orale, qui cercle la larve au niveau de l'entéropore. En outre, deux touffes de cils occupent les deux pôles; l'antérieure, montée sur le sommet du lobe préoral, y marque la place de la plaque céphalique; la postérieure entoure l'orifice anal. De même, la gouttière longitudinale ventrale porte des cils plus serrés que les autres parties de la surface du tronc.

L'embryon s'est converti, dès lors, en une jeune Actinotroque. Il s'est amplifié, pendant ses changements de forme; son volume est devenu, en moyenne, une fois et demie plus grand que celui de la gastrule initiale. Cet accroissement total résulte de l'augmentation de ses cavités, du blastocœle, et surtout de l'entéron. Comme la masse ne change point, ses couches cellulaires sont obligées de s'étirer, de diminuer leur épaisseur en amoindrissant leur surface, tout comme il en était lorsque la blastule passait à l'état de gastrule. Les cils vibratiles deviennent de plus en plus actifs; ils rompent les attaches qui retiennent la larve aux tentacules du géné-

rateur. Peu à peu celle-ci se dégage, et, finalement, elle se rend libre. Elle s'élance dans l'eau qui l'entoure, et poursuit en liberté le cours de son développement. Elle est une Actinotroque. Ses dimensions sont encore minimes, car elle mesure à peine un demi-millimètre de longueur, du moins dans la plupart des cas.

II. Modifications des feuillets embryonnaires. — *Modifications communes aux trois feuillets.* — Tous les trois augmentent sans cesse le nombre de leurs cellules, grâce à des segmentations répétées. L'ectoderme et l'endoderme conservent, ce faisant, leur nature d'assises épithéliales simples ; leurs éléments restent juxtaposés sur une seule rangée. De son côté, le mésoderme garde aussi son caractère de mésenchyme. Mais s'il persévère comme les deux autres dans son allure initiale, il diffère d'eux par l'origine de ses cellules. Les nouveaux éléments ectodermiques et endodermiques dérivent, chacun en ce qui le concerne, des éléments qui les précédaient dans la couche dont ils font partie. En revanche, les mésodermiques ont deux provenances : les uns sont engendrés par les cellules mésodermiques déjà ébauchées pendant la gastrulation ; les autres prennent naissance, comme l'ont fait ces dernières, aux dépens de l'endoderme. Cette différence n'a pas grande importance, puisque, directement ou indirectement, ce feuillet moyen tire toujours son origine de l'endoderme. Il est pourtant utile de la signaler ; l'endoderme produit, pendant un laps de temps assez long, des éléments mésodermiques ; il ne borne pas son rôle, en ce sens, à façonner des initiales en petit nombre, qui prolifèrent ensuite par leurs propres forces ; il donne, à divers intervalles, une quantité relativement grande de cellules du mésoderme, et par sa surface presque entière, bien que la production la plus forte se localise en certains points spéciaux.

Les feuillets n'augmentent pas seulement le chiffre de leurs cellules constitutives ; ils amplifient, par surcroît,

leur surface. La cavité entérique grandit, et l'endoderme subit forcément une amplification corrélative. La cavité blastocœlienne s'accroît aussi ; elle s'élargit, et l'ectoderme se prête nécessairement à cet état nouveau. Le mésoderme mésenchymateux, en augmentant la quantité de ses éléments, accroît également son propre volume. Tous ces phénomènes surajoutés donnent à l'embryon une taille plus considérable. Mais la masse du corps, c'est-à-dire la somme des tissus solides, des matières vivantes qui composent alors l'individu, demeure constante, ou peu s'en faut. Ces amplifications en surface s'effectuent aux dépens de l'épaisseur des couches mises en cause. L'ectoderme et l'endoderme deviennent plus minces, tout en se rendant plus larges. Seul le mésoderme augmente vraiment sous tous les rapports, car il emprunte sa substance au feuillet endodermique, et l'appauvrit d'autant.

Modifications particulières de l'ectoderme. — Au début des changements qui transforment la gastrule en une jeune Actinotroque, l'ectoderme est partout semblable à lui-même. Il se borne à revêtir uniformément la surface du corps, à en composer la couche extérieure ; ses cellules ont même forme, même taille, et même structure. Cette simplicité première ne tarde pas à disparaître. L'ectoderme se modifie de manières dissemblables, suivant les régions du corps. En outre, il contribue à engendrer certaines des parties de l'organisme.

Au moment où le lobe préoral prend naissance, ses cellules sont semblables ; à peine celles qui occupent le pôle de la calotte antérieure se trouvent-elles un peu plus longues que les autres. Cette disproportion va en s'accentuant par la suite. A mesure que ce lobe grandit et s'accroît au-devant de l'entéropore, ses cellules diminuent partout leur hauteur, à cause de l'étirement ; sauf en ce pôle même. Les éléments y conservent leur longueur première, et, par conséquent, leurs différences avec leurs voisins ne font que

grandir. Ils subissent des subdivisions nombreuses, toutes perpendiculaires à la surface de la calotte, et augmentent leur quantité dans des proportions appréciables. Lorsque l'embryon parvient à l'état de jeune Actinotroque, le sommet de son lobe préoral est occupé par un îlot, nettement circonscrit, de cellules cylindriques, étroites et très allongées. Leur longueur est, en moyenne, deux ou trois fois plus forte que celle des autres éléments ectodermiques du lobe. Elles se raccordent à eux, du reste, par des transitions ménagées, et non point brusques. Cet îlot est l'ébauche de la plaque céphalique de l'Actinotroque ; il donnera le petit centre nerveux, situé sur le lobe préoral de cette larve. Sa place est exactement terminale et antérieure. Il existe pourtant quelques variations suivant les individus, mais de faible importance ; tantôt il occupe le sommet avec précision ; tantôt il empiète plus ou moins sur les régions voisines, et paraît excentrique. En tous cas, sa situation sur le sommet du lobe préoral ne change point dans l'ensemble ; plus tard, et d'une manière assez fréquente, il est quelque peu repoussé sur la face dorsale de la larve (fig, 45, Pl. VII ; fig. de la Pl. VIII).

Cette face dorsale ne subit aucune modification, si ce n'est celle de l'augmentation numérique des éléments de l'ectoderme, compliquée de leur diminution en hauteur. Vers la fin des présentes phases, au moment où la larve se dégage et se rend libre, l'ectoderme de cette région se compose, pour la majeure part, de petites cellules cubiques. Or précédemment, au début de ces mêmes phases, la hauteur de ces éléments l'emportait du triple, du quadruple même sur la largeur. Cette opposition dans les dimensions exprime avec netteté l'ampleur de l'étirement, de l'amincissement, subis par les couches épithéliales de l'embryon, partout où ne s'opère aucune différenciation particulière.

L'ectoderme, à lui seul, donne le vestibule. Ce dernier correspond à l'espace compris entre le lobe préoral et la partie antérieure de la face ventrale du tronc ; l'ectoderme

le limite de toutes parts. Ce feuillet acquiert en ce point des caractères propres : les cellules y sont un peu plus hautes qu'ailleurs, et les cils vibratiles s'y trouvent plus serrés. Ce fait s'accorde avec le rôle du vestibule ; les matériaux alimentaires devront passer par là, en venant du dehors, pour arriver à la bouche. Les cils vibratiles, en battant et en actionnant l'eau, facilitent cette transmission.

L'entéropore persiste, ou peu s'en faut, comme bouche de l'Actinotroque. Il subit, en cette qualité, plusieurs transformations. L'ectoderme, qui en constitue les bords, s'infléchit en dedans ; il donne ainsi un conduit assez court, assez mal circonscrit encore, qui unit le fond du vestibule à la cavité entérique. Ce conduit est l'ébauche du futur œsophage ; ce dernier provient en entier de l'ectoderme. Actuellement, il consiste en un petit canal, un peu moins large que la zone vestibulaire avoisinante, et sensiblement plus étroit que l'entéron. A cause de son origine, semblable à celle du vestibule, il s'unit aisément à ce dernier et se confond presque avec lui ; par contre, il se distingue nettement de l'entéron, car ce dernier augmente brusquement sa largeur dès les points situés en arrière de sa zone d'union avec l'ébauche œsophagienne (fig. 51, Pl. VIII).

La face ventrale du tronc est parcourue suivant sa longueur, et sur sa ligne médiane, par une gouttière peu profonde, amplement ouverte. Cette gouttière commence sur le bord même de la bouche, qu'elle échancre à son niveau ; sa largeur y est la plus grande. Elle s'étend en arrière : elle diminue à mesure sa profondeur et sa largeur. Elle se restreint de plus en plus en approchant de l'anus, et finit par cesser à une assez grande distance de cet orifice. Les cellules ectodermiques sont plus hautes sur tout son trajet que leurs voisines ; les cils vibratiles y sont plus nombreux, plus serrés et plus actifs. Ce sillon joue chez la larve libre un rôle important dans le cheminement, vers la bouche, des particules alimentaires, tenues en suspension dans l'eau qui la baigne ; il complète, à cet égard, l'action du vestibule. Il

occupe une situation identique à celle de la gouttière médullaire des larves d'Annélides ; il a même forme, mêmes relations, même provenance. Il lui est homologue, bien qu'il ne donne naissance à aucun centre nerveux; l'homologie étant accusée ici par la ressemblance complète des formes dans le temps comme dans l'espace, par la similitude des connexions, et non par les modalités de l'évolution ultérieure.

L'ectoderme donne encore naissance au rectum. La partie de ce feuillet, qui occupe l'extrême pointe postérieure du tronc, se déprime. Elle amplifie sa surface, en s'enfonçant dans l'intérieur du corps pour se rapprocher du sommet de l'entéron limité par l'endoderme. Pour satisfaire à cet accroissement, elle augmente le nombre de ses cellules, tout en diminuant leur hauteur. Grâce à ces divers moyens, une petite cupule, circonscrite par des éléments ectodermiques, prend naissance sur l'extrémité postérieure de l'embryon. Cet organe nouveau s'approfondit sans cesse, jusqu'au moment ou son bout interne s'adosse à l'entéron. Alors, cet accolement accompli, les quelques cellules ectodermiques et endodermiques, ainsi mises en contact, s'atténuent peu à peu jusqu'à disparaître. La cavité de l'entéron communique par là, d'une manière directe, avec celle de la cupule. Celle-ci est convertie en un court canal, qui met en relation avec le dehors la région postérieure de l'entéron. Elle est devenue l'ébauche du rectum. Celle-ci est encore courte, droite ; ses cellules limitantes sont petites et cubiques. Elle grandira par la suite, en devenant plus longue comme plus large, mais elle conservera en leur totalité les connexions qu'elle possède déjà. Des cils vibratiles nombreux se façonnent sur sa paroi interne; les plus longs bordent l'orifice extérieur. Celui-ci est l'anus de la jeune larve (fig. 49, 50, 51, 52, Pl. VIII).

Tout en subissant de pareilles modifications dans ses diverses parties, l'ectoderme se régularise en tant que couche épithéliale. Une mince basale se montre sur sa paroi

interne, qui entoure la cavité blastocœlienne ; elle l'accompagne partout, même au-dessous de la plaque céphalique. Un petit plateau recouvre également sa paroi extérieure. Le feuillet ectodermique, malgré ses différenciations, conserve ainsi son unité.

Modifications particulières de l'endoderme. — L'endoderme n'est autre que le protendoderme persistant en sa place, après l'émission par celui-ci des éléments mésodermiques. Seulement cette production ne s'opère pas une fois pour toutes ; elle s'effectue pendant un temps assez long ; elle commence vers le milieu de la gastrulation, et elle dure encore lorsque la jeune Actinotroque se dégage ; elle continue même quelque peu pendant l'existence libre de la larve. Aussi l'endoderme, tout en occupant sa situation autour de l'entéron et fonctionnant comme épithélium intestinal, garde-t-il, au moins en plusieurs de ses parties, une valeur de feuillet primordial, capable d'engendrer des éléments mésodermiques, et la conserve-t-il assez longtemps. Ses cellules ne subissent pas d'autres transformations que celles relatives à l'étirement. L'entéron s'amplifie ; l'endoderme accompagne cette augmentation en surface, et diminue la hauteur de ses cellules. Pourtant, comme cet accroissement, à cause de sa position interne dans le corps, est inférieur à celui de l'ectoderme, la diminution est moins accentuée. Les éléments ont une hauteur assez grande, supérieure à celle des cellules ectodermiques, sauf dans les points voisins de l'œsophage et du rectum, où l'amplification est la plus grande (fig. des Pl. VII et VIII.)

La cavité entérique offre des changements de deux sortes : elle grandit ; et elle communique avec le dehors par deux orifices, la bouche et l'anus. Son accroissement est surtout considérable dans sa partie postérieure ; c'est lui qui entraîne la croissance inégale du corps de l'embryon. Elle perd, ce faisant, sa forme régulière ; elle devient ovalaire, son axe longitudinal étant le même que celui du corps. Des

deux orifices, l'un existait déjà : la bouche, qui correspond à la persistance directe de l'entéropore. L'anus est une formation nouvelle ; il équivaut à l'ouverture externe du rectum produit par l'ectoderme.

Les cellules endodermiques se couvrent de cils vibratiles, comme celles de l'ectoderme. Seulement ces appendices sont plus longs et répartis de manière semblable ; ils composent un revêtement uniforme, peu mobile.

Modifications particulières du mésoderme. — Les éléments du mésoderme se placent dans la blastocœle et s'y développent ; ils y augmentent en nombre et s'y différencient. Aussi cette cavité prend-elle, de son côté, un grand accroissement. Elle ne disparaît pas au moment où s'accomplit la gastrulation ; elle change sa forme, elle s'établit d'après le nouvel état de l'embryon, mais elle persiste toujours. Le protendoderme, dans son invagination, n'arrive point jusqu'au protectoderme, et ne s'accole pas à lui ; il en reste séparé par un espace assez ample, qui n'est autre que le blastocœle, pris désormais entre ces deux feuillets. Il demeure ainsi par la suite.

Il occupe la même place, et il accroît ses dimensions. Son amplification n'est pas égale partout. Elle parvient à son comble dans le lobe préoral ; celui-ci consiste, en somme, en un repli ectodermique, soulevé et élargi par la croissance de la portion blastocœlienne qu'il contient. Elle existe encore, quoique moindre, dans le reste du corps ; la largeur du blastocœle y est souvent supérieure à l'épaisseur de l'endoderme. Grâce à ce phénomène, cette cavité offre aux cellules mésodermiques l'espace suffisant pour y proliférer. Son accroissement, joint à celui de l'entéron, est la cause principale de l'augmentation du corps embryonnaire en taille, et de l'étirement comme de l'amincissement du feuillet ectodermique (fig. des Pl. VII et VIII).

Le contenu de la cavité blastocœlienne comprend deux sortes de substances : les éléments du mésoderme, et un

plasma. Les premiers proviennent des cellules mésodermiques déjà présentes, ou de la couche endodermique. Le second dérive, sans doute, d'une exsudation fournie par ces cellules, par l'ectoderme, ou surtout par l'endoderme. Ce dernier est, selon toutes probabilités, l'agent principal, car ses éléments, par leur grande taille, par leur rôle prépondérant dans la production du mésoderme, possèdent une vitalité surabondante. De plus, comme l'eau est la base essentielle de ce plasma, et comme la bouche permet, malgré la situation actuelle de l'embryon, une certaine pénétration du milieu extérieur dans l'entéron, il est loisible à l'endoderme, mieux qu'à toute autre partie du corps, de se laisser traverser par cette eau et de la transmettre à la cavité blastocœlienne. Quoi qu'il en soit, ce plasma est transparent. Il n'est pas liquide, et possède une certaine consistance, car, sur des embryons vivants, on voit les prolongements des cellules mésodermiques s'y tenir sans s'affaisser, même lorsqu'ils n'ont d'autre point d'appui que leurs bases ; ils ne pourraient rester ainsi, si la substance dans laquelle ils s'étendent se trouvait fluide, incapable de les supporter.

Les éléments du mésoderme augmentent sans cesse en quantité ; d'abord peu nombreux, ils deviennent rapidement fort abondants. Ce faisant, ils conservent, sans la modifier, leur nature première : ils composent un mésenchyme. Les uns, récemment produits, sont globuleux, ou ovalaires. Les autres, plus âgés, émettent des expansions de longueurs variables, parfois rameuses, et prennent un aspect amœboïde. Ils modifient, du reste, les contours de ces prolongements et leur taille. Certains s'anastomosent par leur moyen, et s'assemblent en petits groupes de deux ou de trois cellules. Quelques-uns se trouvent suspendus en entier dans le plasma blastocœlien. La plupart s'accolent aux faces de l'ectoderme ou de l'endoderme, qui circonscrivent le blastocœle ; mais ils sont disséminés irrégulièrement, placés à d'assez grandes distances les uns des autres, et ils ne composent pas encore des couches entières, comme ils le feront plus tard, dans

l'Actinotroque libre. Les plus nombreux sont placés dans le lobe préoral et dans la moitié postérieure du tronc. Ceux-ci ont, presque tous, une forme sphérique ou ovalaire, car ils viennent à peine de prendre naissance aux dépens de l'endoderme. Ceux-là, plus âgés, envoient dans tous les sens des expansions parfois fort longues ; ils constituent par leur assemblage, dans la cavité du lobe préoral, un tissu mésenchymateux aux éléments étoilés, et espacés (fig. de la Pl. VIII).

Les cellules mésodermiques, issues de celles qui existaient déjà vers la fin de la gastrulation, offrent souvent un aspect digne d'intérêt. Au lieu de se séparer hâtivement les unes des autres, leur segmentation accomplie, elles restent unies par une de leurs expansions. Des divisions nouvelles venant s'opérer encore pendant cette liaison, il en résulte des assemblages de plusieurs éléments, soudés entre eux par leurs prolongements. Cet état mérite d'être signalé ; car il contribue à étayer l'opinion des naturalistes partisans de l'idée que les cellules, dans le corps des animaux, se joignent parfois à l'aide d'expansions, et ne se bornent pas à se juxtaposer mutuellement comme les matériaux d'un édifice. Ici, à la suite d'une segmentation incomplète, et de l'étirement des parties que la division n'atteint pas, les cellules du mésoderme montrent vraiment une telle jonction.

Les éléments mésodermiques, engendrés par l'endoderme, le sont en plusieurs points. Les premiers d'entre eux, formés pendant la gastrulation, proviennent de toutes les parties du protendoderme ; ce dernier feuillet a, dans toutes ses régions, la capacité de produire du mésoderme. Il en est ainsi peu après la phase gastrulaire, au moment où l'embryon commence à subir son accroissement inégal. Plus tard, les choses changent. La propriété de produire des cellules mésodermiques cesse d'exister dans la part antérieure de l'endoderme, pour se localiser de plus en plus dans la moitié postérieure, voisine du rectum qui prend alors naissance. Celle-ci est soumise à une prolifération des plus actives ; non seulement elle augmente ses dimensions, mais encore

elle engendre les nouvelles cellules du mésoderme. Ses éléments se multiplient avec rapidité. C'est en elle que se localise surtout l'énergie formatrice. Il est malaisé d'en discerner la cause. L'avis le plus facile à accepter est le suivant. La larve, bien qu'attachée encore à son générateur, peut absorber déjà par sa bouche quelques menues particules alimentaires, et les envoyer dans sa cavité entérique. Or, de ce fait, la moitié postérieure de l'endoderme se trouve précisément chargée de l'assimilation de ces matériaux nutritifs. Mieux nourrie, elle est plus capable de se prêter à des multiplications cellulaires; aussi supporte-t-elle, de préférence aux autres parties, le poids de subvenir à l'amplification en surface et à la production mésodermique.

Puisque les cellules du mésoderme sont engendrées en plus grande abondance, et même d'une manière exclusive, par la région postérieure de l'endoderme, elles s'assemblent, dans la zone correspondante de la cavité blastocœlienne, en amas plus considérables qu'ailleurs. La plupart composent deux groupes, auxquels il est permis de donner le nom de bandelettes mésodermiques, mais avec quelques réserves. Ces bandelettes ne sont point constituées par des éléments juxtaposés et tassés, mais séparés par des intervalles appréciables. Elles n'ont point de contours limités, mais se rattachent graduellement aux autres portions du mésenchyme mésodermique. Elles ne proviennent pas de segmentations successives, subies rapidement par un petit nombre d'initiales, mais résultent du groupement de cellules façonnées là en quantité plus abondante. Ces bandelettes se présentent ici sous une forme diffuse, incertaine, peu accentuée ; c'est presque une vue de l'esprit que de les signaler. Pourtant leur existence, même sous cette allure rudimentaire, est importante à mentionner. Il suffirait d'augmenter le nombre de leurs composantes, ainsi que cela se passe dans les développements plus condensés que ceux des Phoronidiens, pour avoir de vraies bandelettes mésodermiques, nettement arrêtées dans tous leurs caractères. Il est intéres-

sant de trouver ici le début d'une telle disposition, qui permet de comprendre les modalités offertes, dans la genèse de leur mésoderme, par les embryons des animaux voisins des Phoronidiens, et de les rattacher les unes aux autres, comme de les relier à l'état de plus simple.

Quelle que soit leur provenance, les cellules du feuillet moyen sont identiques au sujet de leur structure. Leur taille est restreinte, égale au tiers, parfois au quart de celle des éléments endodermiques dont elles dérivent. Chacune contient un noyau relativement volumineux. Tout en émettant leurs expansions amœboïdes, elles se divisent avec rapidité; et ce phénomène joue un grand rôle dans leur augmentation numérique.

III. Résumé et critique des observations. — *En résumé*, la gastrule du *Phoronis Sabatieri*, tout en demeurant attachée encore aux tentacules de son générateur, subit des modifications considérables. Elle grandit inégalement, et devient ovalaire. Son entéropore, qui persiste comme bouche de l'individu, est repoussé vers la région antérieure de l'embryon; il ne devient pas terminal pourtant, et reste ventral. L'extrémité antérieure s'élargit pour donner un volumineux lobe préoral, qui surplombe la bouche et limite en avant d'elle un profond vestibule; le sommet de ce lobe se munit d'une plaque céphalique. La face ventrale du corps se creuse d'une gouttière longitudinale, qui commence au niveau de la bouche, et s'étend en arrière. Un anus et un rectum se façonnent, aux dépens de l'ectoderme, sur l'extrémité postérieure du corps. L'ectoderme fournit, en surplus, un petit œsophage. Le mésoderme augmente le chiffre de ses éléments, soit par la subdivision de ceux qui existaient déjà, soit par la production de nouvelles cellules : c'est la région postérieure de l'endoderme qui joue le principal rôle, en cette dernière occurrence. Des cils vibratiles prennent naissance sur l'endoderme et sur l'ectoderme. Les plus nombreux de ceux-ci forment un petit panache sur la plaque

céphalique, garnissent la gouttière ventrale, et s'assemblent en une large couronne orale. Leurs battements permettent à l'embryon, converti en une jeune larve, de se dégager. Cette dernière se rend libre, et va achever son évolution en devenant une Actinotroque.

A ce moment de son évolution, cette larve possède tous les caractères essentiels de la Trochophore : couronne orale, plaque céphalique, bouche antérieure et ventrale, anus postérieur, mésoderme mésenchymateux. Sa gouttière ventrale, bien qu'elle n'ait aucun rôle dans la production d'une moelle nerveuse absente, est l'homologue de la gouttière médullaire, ou de la plaque médullaire, de la larve des Annélides. A cause de cette ressemblance, il est permis de lui donner désormais une orientation conventionnelle, conforme à celle de la Trochophore : la bouche indique la face ventrale, et la plaque céphalique marque l'extrémité antérieure. Cette station n'est point celle qu'elle affecte pendant sa vie de liberté, car elle tournoie dans toutes les directions. Il est nécessaire pourtant de la préciser ainsi, afin de mieux établir les comparaisons, de mieux indiquer les ressemblances et les différences.

Critique. — Les auteurs, qui ont suivi le développement du *Phoronis hippocrepis*, notamment Kowalevsky et Metschnikoff, ont observé les principales phases de la formation de la jeune larve ; mais ils se sont bornés à signaler brièvement plusieurs d'entre elles, sans entrer dans le détail. Ils donnent quelques indications sur les changements de l'allure extérieure, et rien de plus. Seul Caldwell a fait des coupes dans ces embryons, pour élucider l'origine du mésoderme. D'après lui, ce feuillet provient de quatre ébauches, rassemblées en deux paires : l'une antérieure, façonnée aux dépens de l'endoderme ; l'autre postérieure, engendrée par l'ectoderme. Ces quatre ébauches seraient épithéliales, et non mésenchymateuses. Le mésoderme des Phoronidiens présenterait ainsi ce caractère extraordinaire d'avoir, malgré

son homogénéité, deux origines fort différentes, l'une ectodermique, l'autre endodermique, celle-ci effectuée suivant le procédé entérocœlien. Un examen attentif de ses descriptions et de ses dessins montre les causes de l'erreur où il est tombé. Il a pris, et Schulz l'a déjà remarqué, les premières indications de la poche métasomique, qui se montrent parfois au moment où la larve devient libre, pour les ébauches ectodermiques du mésoderme. D'autre part, il a considéré comme répondant à des entérocœles quelques groupes de cellules mésodermiques, placées dans la cavité du lobe préoral. Caldwell ayant observé ces rudiments, et n'ayant vu que leur situation dans le corps, a tiré des conséquences sur leur origine et sur leur évolution ultérieure. Ce sont là, dit-il, des ébauches mésodermiques, dont les unes dérivent de l'ectoderme, les autres de l'endoderme. Or, aucune donnée de son travail n'autorise à émettre de pareilles conclusions. Cet auteur n'a étudié qu'un moment du développement embryonnaire, et rien de plus. Il lui aurait fallu suivre toutes les autres phases, ce qu'il n'a point fait. Aussi s'est-il trompé, comme il arrive souvent en un tel cas.

CHAPITRE II

STRUCTURE DE LA LARVE ACTINOTROQUE

§ 1er. — Structure de la jeune Actinotroque.

Les larves, après s'être détachées des tentacules de leurs générateurs, se lancent dans la mer. Elles nagent à l'aide de leurs cils vibratiles, mais leur capacité de locomotion est restreinte de ce côté. Elles n'iraient pas loin si l'eau ne les emportait avec elle dans ses courants. Elles tâchent surtout de se rapprocher de la surface, et de ne point se laisser couler au fond. Elles comptent parmi les êtres franchement pélagiques. Elles sont fort nombreuses, dans l'étang de Thau et les canaux de Cette, vers la fin avril et la pre-

mière quinzaine du mois de mai. Un coup de filet fin, bien appliqué par temps calme, et suffisamment prolongé, en ramène parfois plusieurs dizaines. Elles donnent aux êtres plus gros, qui vivent à côté d'elles, notamment aux petits Copépodes et aux larves des Crustacés supérieurs, une proie abondante. Les courants marins leur procurent un puissant moyen de dissémination; ils les entraînent au large, et les essaiment sur de vastes espaces. Mais ces migrations n'aboutissent pas, du moins à ma connaissance. J'ai beaucoup parcouru le littoral français de la Méditerranée; je n'ai vu nulle part, ailleurs que dans l'étang de Thau, des *Phoronis* groupés. Il faut à ces êtres, pour assurer leur vie et leur régénération, les plages basses, abritées, éloignées de la haute mer, que la région de Cette leur offre, en y ajoutant une eau pure, sans cesse renouvelée, d'une composition semblable à celle de l'eau marine.

Les jeunes Actinotroques, au moment où elles prennent leur liberté, mesurent un peu moins d'un demi-millimètre de longueur sur un quart de millimètre dans leur plus grand diamètre transversal. Tout en nageant et se soutenant à la surface de l'eau, elles perfectionnent leur économie, produisent de nouveaux organes, ou améliorent ceux qu'elles possèdent déjà. Ce faisant, elles grandissent, et s'allongent surtout. Leur largeur ne change guère, mais leur longueur atteint et dépasse parfois un millimètre, quoique rarement. Cette dernière taille acquise, l'Actinotroque est achevée; elle a sa structure complète, ou peu s'en faut.

Ces larves sont transparentes. Examinées au microscope, on voit dans leur intérieur, à travers leur ectoderme, les principales dispositions des appareils. Leur intestin, notamment, a une faible teinte jaunâtre qui le laisse discerner. Dans leur ensemble, elles sont opalescentes, légèrement blanchâtres; aussi, peut-on les voir à l'œil nu et les recueillir avec une pipette, en examinant, avec attention, les vases de verre où l'on a mis dans de l'eau de mer fraîche les produits de la pêche au filet fin. On les reconnaît à plusieurs

particularités ; elles sont plus pâles, moins blanches que les larves de même taille, appartenant à des Annélides ou des Mollusques. Celles-ci se rapprochent le plus des jeunes Actinotroques par leur allure comme par leurs dimensions, mais elles contiennent dans leurs éléments une quantité assez grande de granulations vitellines, ce qui leur donne une opacité plus considérable.

Les Actinotroques nagent d'un mouvement continu, sans saccades ; elles tournoient sur elles-mêmes, et recherchent la lumière, tout en montant à la surface de l'eau. Ces diverses particularités de leur existence permettent de les trouver presque à coup sûr, soit en les cherchant à l'œil nu, soit en s'aidant d'une loupe, et de ne point trop se tromper, en ramassant à leur place d'autres larves, ou des petits Vers, ou des Crustacés minuscules.

Les premières notions qu'il convient d'acquérir, sur la larve ainsi recueillie, touchent à sa forme. Il suffit, pour cela, de la mettre sur une lame, dans une quantité suffisante d'eau de mer pour qu'elle puisse nager encore, et surtout pour qu'elle ne soit pas écrasée par le poids de la lamelle. On obtient ainsi les renseignements nécessaires sur l'aspect extérieur, et sur les dispositions réelles des organes, pris dans leur ensemble. Il est loisible de pousser l'analyse plus loin encore, et de faire des coupes optiques, en employant des réactifs appropriés, qui rendent les tissus plus transparents, ou qui les colorent pour les mieux faire ressortir. Il est bon d'employer concurremment, sur plusieurs larves du même âge, des réactifs différents, afin de les contrôler les uns par les autres. J'ai obtenu les meilleures observations avec les agents suivants : Eau de mer additionnée de traces d'acide acétique cristallisable, liqueur de Ripart et Petit prise seule, liqueur de Ripart et Petit légèrement teintée par du vert de méthyle, eau de mer faiblement colorée par des traces d'une solution au millième de bleu de méthylène dans de l'eau de mer. Par ce dernier procédé surtout, la larve se colore avec lenteur, tout en

conservant sa vitalité; et, en suivant les progrès de la coloration, on obtient, instants par instants, des renseignements précieux sur la forme et la structure des organes.

Ces coupes optiques ont un grand avantage. Par elles seules, elles fournissent des indications nombreuses, malheureusement incomplètes. Mais elles permettent de s'orienter avec sûreté dans l'étude des coupes réelles, et de faire la part, en ces dernières, des modifications accidentelles, entraînées par la technique de la fixation, de la coloration, et du montage. Elles constituent un contrôle efficace. Elles empêchent de prendre des défauts de préparation pour des conformations réelles. Elles ramènent tout à une juste moyenne. Aussi doit-on ne point les oublier, dans des travaux de cette sorte, et recourir à elles pour expliquer ce que les coupes réelles ont montré.

Dans l'exposé qui suit, le sujet est divisé en quatre parties. La première traite de l'aspect extérieur des larves et de ses changements. La deuxième contient l'étude de quelques coupes transversales ou longitudinales, choisies parmi les plus importantes, et destinées à montrer les principaux détails de la structure. Dans la troisième, ces coupes étant connues, les organes sont reconstitués quant à leur forme et à leurs connexions, en s'aidant des coupes optiques. Enfin, la quatrième partie renferme le résumé et la critique des observations précédentes.

I. Étude de la forme extérieure. — Prise au début de sa période de liberté, la jeune Actinotroque diffère peu de ce qu'elle était, alors qu'elle s'attachait encore à son générateur. Elle ne tarde pas à changer. Les principales de ses modifications portent sur le lobe préoral, sur la production de ses tentacules caractéristiques, sur celle de sa poche métasomique, enfin sur sa région péri-anale. Quelques-unes de ces transformations s'ébauchent parfois, alors qu'elle n'est pas encore libre. Mais c'est surtout pendant la vie errante qu'elles débutent et s'affirment (fig. 21 et 22, Pl. IV).

L'aspect général est toujours ovalaire. Seulement l'axe transversal s'accroît peu; l'axe longitudinal grandit de préférence. Aussi l'ovale devient-il de plus en plus allongé. La forme est régulière, mais la larve est assez contractile. Elle modifie aisément son allure, soit en se rétractant, soit en se raccourcissant plus ou moins, soit en se courbant sur elle-même. Le lobe préoral s'amplifie; il devient plus vaste. Il s'évase tout en augmentant, et se creuse par en dessous, de manière à rendre le vestibule plus spacieux et plus profond. Il ressemble à un capuchon volumineux, qui surplombe la zone où se trouve la bouche. La larve le meut à son gré; tantôt elle le rabat sur son orifice buccal; tantôt elle le relève et le projette en avant comme une énorme languette. En tout cas, il se borne à occuper la région buccale, et s'attache par ses bords aux côtés de l'individu. Il ne s'étend point jusqu'à la face dorsale, où le sommet du lobe préoral se continue directement avec le tronc, suivant une surface fortement convexe. Il est couvert de cils vibratiles. Les plus serrés et les plus longs de ces derniers se trouvent sur la plaque céphalique et sur les bords mêmes du lobe.

Les tentacules font leur apparition. Ils naissent sur le tronc, à une assez grande distance de la couronne vibratile orale, avec laquelle ils ne m'ont point semblé contracter des connexions. Ils ressemblent à des mamelons, d'abord petits, qui grandissent en s'allongeant, et en prenant l'aspect de baguettes cylindriques; leur diamètre est le même, ou peu s'en faut, sur toute leur étendue. Ils se façonnent les uns après les autres et par paires symétriques, les deux composantes d'une même paire se plaçant à un même niveau sur les deux côtés du corps. Les premiers venus sont ventraux; ils se forment, de part et d'autre de la ligne médio-ventrale du tronc, à une distance de l'entéropore sensiblement égale à la moitié de celle qui les sépare de l'anus. Pendant qu'ils s'accroissent, d'autres apparaissent au-dessus d'eux, et ainsi de suite. Les suivants ne s'attachent

pas au tronc sur la même ligne transversale que les premiers, mais sur une ligne oblique en haut et en avant; de cette sorte, les derniers, qui sont dorsaux, se trouvent plus près que leurs prédécesseurs de la couronne orale. Mais leurs relations avec celle-ci sont tout aussi faibles, car elle est bien diminuée lorsqu'ils s'ébauchent. En prenant plusieurs Actinotroques à différents âges, on suit, sur elles, le développement progressif de ces tentacules; les plus jeunes n'en ont que deux, encore petits; les autres en portent quatre, ou six, ou huit, ou dix, ou douze, chiffre ultime, obliquement étagés et de tailles dissemblables, les ventraux étant les plus longs, les dorsaux les plus courts. Tous se couvrent de cils vibratiles, allongés et serrés, qui battent activement. Ils s'écartent du corps, tout en s'inclinant vers l'arrière. Ils ressemblent à autant de petits balanciers qui soutiennent la larve dans l'eau, tout en lui procurant, grâce à leurs cils vibratiles, une certaine capacité de locomotion.

La région anale subit, à son tour, des modifications importantes. D'abord effilée, elle se renfle non loin de l'anus, un peu en avant de cet orifice. Ce renflement augmente de dimensions; il se change progressivement en un épais bourrelet, qui se couvre de longs cils vibratiles, serrés, et fort mobiles. Cette région acquiert, par ce moyen, un aspect nouveau. Le tronc porte sa plus grande largeur au niveau de la couronne tentaculaire. A partir de ce point, il s'amincit vers l'arrière. Puis il s'élargit brusquement pour donner le bourrelet annulaire. Après quoi, il se termine par une surface faiblement bombée, au milieu de laquelle l'anus est percé. Les cils du bourrelet composent une couronne vibratile postérieure. Ils jouent, grâce à leurs grandes dimensions, à leur nombre, à leur activité, un rôle considérable dans la locomotion de la larve.

Un élément nouveau prend également naissance au cours de ces phases : la poche métasomique. Les auteurs récents, qui ont décrit la métamorphose de l'Actinotroque, et Metschnikoff le premier, expliquent que le corps du *Phoronis*

adulte provient d'une poche tégumentaire, placée sur la face ventrale de la larve. Cette expansion commence par s'enfoncer dans le corps; puis elle se dévagine pour faire saillie à l'extérieur. En appliquant ici des termes commodes proposés par Hatschek, et que j'ai adoptés dans mes ouvrages d'embryologie, il est permis de considérer l'individu, chez les Phoronidiens, comme ayant successivement deux corps : le prosome, qui est celui de l'Actinotroque ; le métasome, qui est celui de l'adulte. Le dernier est engendré par le premier. Il se forme hâtivement, dès la mise en liberté de la larve, et parfois un peu avant. Il a l'aspect d'une poche, enfoncée dans l'intérieur de l'organisme larvaire, munie d'un orifice. Celui-ci est percé sur la face ventrale de l'animal, immédiatement en arrière des tentacules. Il se présente comme une fente étroite, dirigée dans le sens transversal, et occupant la majeure part de l'espace où il se trouve, remontant même sur les côtés. On peut le nommer l'orifice métasomique ; cette expression indique sa nature actuelle.

Au début de l'existence libre, les cils vibratiles couvrent le corps entier de la larve. Certaines zones sont, pourtant, mieux pourvues que les autres, la couronne orale notamment. Cette différenciation va en s'accentuant, tout en changeant de lieu. La couronne orale diminue d'importance ; finalement, les cils nombreux et serrés occupent seulement le vestibule avec les bords du lobe préoral. Les cils perdent de leur abondance sur le tronc ; ils y sont disséminés, et courts. En revanche, de nouvelles régions vibratiles prennent la prépondérance : les tentacules, et le bourrelet circulaire, voisin de l'anus. Après un certain temps de vie libre, la larve, qui approche de son achèvement, possède, comme organes vibratiles principaux, ses tentacules et sa couronne postérieure. Elle porte, en outre, son tapis vibratile du vestibule, le panache de la plaque céphalique, et la touffe qui entoure l'anus.

A mesure que la larve progresse, des taches pigmentaires, de couleur brun foncé, se montrent en plusieurs

régions de son corps. Certaines sont placées sur le lobe préoral et sur le tronc ; la plupart dépendent des tentacules. Elles en occupent le sommet, ou plus rarement la base. Leur répartition varie suivant les individus; l'aspect le plus fréquent est celui où elles se trouvent seulement sur les sommets de presque tous les tentacules. Elles sont petites, aux bords irréguliers et découpés. Elles n'appartiennent point à l'ectoderme, mais bien aux cellules mésodermiques sous-jacentes, appliquées contre lui. Leur nombre, dans la moyenne, augmente avec l'âge de l'animal.

II. Étude des coupes. — La figure 56 de la planche X représente une coupe transversale du lobe préoral, passant par la bouche. Cette coupe est vraiment transversale dans sa partie supérieure et dorsale ; elle s'infléchit en arrière, dans sa partie ventrale, pour passer entre le tronc et le bord du lobe préoral, et pour montrer ce dernier. Elle donne des renseignements suffisants sur le lobe préoral lui-même, sur le vestibule, et sur le début de l'œsophage. Le lobe préoral consiste en une lame assez mince, recourbée sur elle-même pour entourer la cavité vestibulaire. Celle-ci, ample et spacieuse, communique largement avec le dehors. Au fond du vestibule se trouve la bouche relativement étroite, qui donne directement accès dans l'œsophage. Toutes ces parties sont recouvertes, et limitées, par un épithélium ectodermique qui diffère d'aspect, suivant les régions. Leur intérieur est occupé par une cavité, le cœlome, où se trouvent de nombreuses cellules mésodermiques.

L'ectoderme, qui revêt la surface du lobe préoral sur ses côtés et dans sa zone dorsale, est constitué par un épithélium pavimenteux simple, aux petites cellules cubiques. Cette disposition est aussi celle de l'ectoderme qui limite la face vestibulaire, et celle des bords. La hauteur des cellules augmente pourtant dans la partie voisine de la bouche; les éléments deviennent cylindriques, et se munissent de cils vibratiles plus nombreux. L'orifice buccal est encadré par

des cellules de cette dernière nature. L'œsophage est ample; il occupe tout l'intérieur de la région dorsale du lobe préoral; il y remonte jusqu'à n'être séparé de la paroi correspondante que par une mince fente. Sa section est circulaire. L'épaisseur de sa paroi égale presque le quart du diamètre de sa cavité. Cette paroi consiste en un épithélium cylindrique pourvu de cils vibratiles, longs et très actifs. L'épaisseur de chaque cellule mesure environ le quart ou le cinquième de sa hauteur.

Les cellules mésodermiques se ressemblent de tous points, au moment où la larve commence sa vie de liberté. Elles ne tardent pas à se différencier. Les unes s'appliquent contre la basale de l'ectoderme; leur nombre est encore trop faible pour qu'elles composent une couche continue, mais leur allure est régulière. Elles produisent, par leur assemblage, une assise endothéliale qui circonscrit la cavité cœlomique, et qu'il est permis de nommer la somatopleure, d'après son aspect comme d'après sa provenance. Chacune présente deux faces : une large base, accolée à l'ectoderme; un sommet convexe surbaissé, qui proémine dans la cavité cœlomique. Les noyaux sont assez volumineux. Plusieurs de ces cellules se placent côte à côte et se touchent par leurs bords; d'autres restent séparées par des espaces où rien ne recouvre l'épithélium ectodermique. Les variations sont ici des plus nombreuses, autant entre les diverses parties d'une même coupe qu'entre les coupes successives d'un même lobe, ou qu' entre des coupes correspondantes de lobes différents.

Les autres cellules mésodermiques sont situées dans le plasma, transparent et consistant, qui emplit la cavité cœlomique. Parmi elles, certaines ont une forme d'un ovale assez large; celles-ci se multiplient avec activité. La plupart ont un aspect de fuseau; elles se terminent, à leurs deux pointes opposées, par deux expansions longues et fines, qui vont s'attacher à la paroi ectodermique ou à des prolongements similaires de leurs voisines. D'après leur aspect, il

est permis de les prendre pour des éléments conjonctivo-musculaires, c'est-à-dire pour des cellules douées de capacité contractile; les observations faites sur des larves vivantes démontrent la réalité de cette opinion. Elles sont, autour de la bouche, plus nombreuses qu'ailleurs; elles s'irradient dans le cœlome tout autour d'elle. L'ouverture buccale peut, en effet, comme l'indique l'observation directe, se contracter aisément; les cellules conjonctivo-musculaires constituent, dans ces mouvements, les agents actifs. Partout ailleurs, ces éléments se dirigent en tous sens, au travers de la cavité cœlomique du lobe préoral; ils procurent à ce dernier les moyens de modifier sa forme et sa direction.

La figure 57 de la planche X représente une coupe transversale passant quelque peu en arrière du lobe préoral, par la région postérieure de l'œsophage. Elle montre dans son intérieur, en haut la section de l'œsophage, en bas celle d'un diverticule ventral de l'entéron, sur les côtés celle des ébauches néphridiennes. La face inférieure est faiblement concave; ce creux répond à celui de la gouttière médullaire.

L'ectoderme ressemble à celui du lobe préoral; il est formé de petites cellules cubiques. Pourtant, deux régions se différencient en lui, médianes, l'une supérieure, l'autre inférieure. La première comprend des cellules un peu plus hautes qu'ailleurs, environ deux fois plus longues que larges; elle se relie, dans la série successive des coupes, à la plaque céphalique. La seconde n'est autre que la gouttière médullaire. Ce sillon est large; il occupe une grande part de la face ventrale, dans cette région du tronc qui avoisine la bouche. Les cellules sont cylindriques, allongées, et munies de menus cils vibratiles, non dessinés dans la figure. Elles se raccordent progressivement par les côtés aux autres éléments plus petits de l'ectoderme.

L'œsophage est le même que dans la coupe précédente, avec cette différence que sa section est fermée, puisque la bouche n'est plus représentée. Au-dessous de lui se trouve un diverticule volumineux, émis par la région antérieure et

ventrale de l'entéron. Cette poche est courbée en croissant; elle contient une cavité spacieuse. Sa forme lui donne deux faces, l'une supérieure, l'autre inférieure. La première est constituée par un épithélium cylindrique, dont les cellules sont environ deux à trois fois moins larges que hautes. La seconde est composée de même, mais les éléments sont plus grands encore, et ils offrent un caractère particulier : leur région périphérique se creuse de petites vacuoles. Celles-ci sont peu nombreuses dans la phase actuelle; leur quantité augmente pendant que la larve avance en âge.

Non loin des bords du croissant donné par la section transversale de ce diverticule, se trouvent, dans la cavité cœlomique et sur les deux côtés de l'œsophage, deux groupes cellulaires symétriques. Les éléments qui les constituent sont grands, arrondis, serrés les uns contre les autres, et partiellement unis en masses syncytiales. Leur protoplasme se colore difficilement; leur noyau est gros. Ces groupes sont, autant qu'il m'a été permis d'en juger d'après leur évolution ultérieure, les ébauches néphridiennes. Ils prennent naissance, chez les larves jeunes, aux dépens de la somatopleure. Ils grandissent par leur propre prolifération ; ils s'épaississent, s'avancent de plus en plus dans la cavité cœlomique, et en arrivent jusqu'à toucher les bords du diverticule ventral. Ils s'attachent alors à ces bords par le moyen de minces expansions émises par leurs cellules profondes, mais ils n'en proviennent pas. Si l'on en jugeait seulement d'après les Actinotroques déjà avancées, on pourrait croire à l'exactitude de cette dernière opinion. Les premières phases du développement, à dater de la mise en liberté, montrent le contraire. Ces ébauches dérivent de la somatopleure seule; elles n'ont, avec le diverticule, que des relations ultimes de contiguïté et d'adhérence.

Les éléments mésodermiques ressemblent à ceux du lobe préoral. Les cellules ne se bornent point, pourtant, à constituer une somatopleure; plusieurs, attachées à l'endoderme du diverticule ventral de l'entéron, composent une splanchno-

pleure discontinue. Les cellules placées dans le cœlome sont assez rares, sauf dans la région ventrale, entre le diverticule et la gouttière médullaire, où leur quantité est plus grande.

La figure 58 de la planche X montre une coupe transversale passant par la région antérieure de l'entéron, immédiatement en arrière de sa ligne de jonction avec l'œsophage. La section du corps entier est circulaire. Celle de l'entéron est quelque peu rétrécie sur les côtés. Elle comprend deux parties : l'une dorsale, qui s'unit à l'œsophage; l'autre ventrale, qui donne le diverticule correspondant. La structure de l'ectoderme ne diffère pas de ce qu'elle est dans la coupe précédente; les cellules dorsales sont encore un peu plus hautes que les autres. Seule la région inférieure diffère. La gouttière médullaire y est convertie en une plaque saillante, quelque peu bombée, dont les longues cellules portent des bâtonnets rigides, véritables cnidocils. L'endoderme de l'entéron consiste en un épithélium cylindrique, simple, vibratile, dont les éléments sont plus allongés dans la zone inférieure que dans la supérieure. Le cœlome est vaste, spacieux. Les cellules mésodermiques donnent quelques éléments conjonctivo-musculaires clairsemés, et composent une somatopleure avec une splanchnopleure discontinues.

L'une des coupes transversales suivantes, dessinée dans la figure 59 de la planche X, passe en arrière de l'insertion des tentacules sur le corps, et en avant de l'orifice métasomique. Chez cette jeune larve, les tentacules se trouvent seulement au nombre de six; tous sont ventraux, et leurs sections encadrent la partie inférieure de la coupe. Celle-ci ne contient que l'entéron dans son intérieur. L'ectoderme ressemble à celui des coupes précédentes; les cellules dorsales sont désormais identiques à leurs voisines. La plaque médullaire a disparu; elle n'est indiquée que par un minuscule bourrelet médian et ventral. Les éléments de l'endoderme n'ont pas changé d'aspect. Pourtant les ventraux, plus longs que les autres, se localisent davantage, et constituent un

bourrelet qui fait saillie dans la cavité entérique. Le cœlome et son mésoderme se comportent comme précédemment. Les cellules mésodermiques sont pourtant plus nombreuses dans la région inférieure de la coupe, sous l'entéron ; elles composent, en ce point, un épais massif formé de deux sortes d'éléments. Les uns, semblables aux cellules conjonctivo-musculaires, s'irradient autour de l'entéron d'une manière irrégulière, pour se joindre entre eux, ou pour s'attacher à la face interne de l'ectoderme. Plusieurs délimitent, au-dessous même de l'entéron et sur la ligne médiane, un petit canal à la section triangulaire, ébauche d'un vaisseau ventral. Ce canal n'a point des parois complètes, car elles consistent en un feutrage lâche, fait de cellules anastomosées, mais il existe en tant que trajet et qu'indication. Les autres éléments mésodermiques sont sphériques ou ovalaires ; ils s'interposent aux autres. Certains remplissent l'ébauche vasculaire ventrale ; ceux-ci correspondent aux globules du vaisseau ; il leur est possible de circuler quelque peu, car le plasma cœlomique est ici d'une fluidité suffisante.

La figure 60 montre, plus grossie que la précédente, la section transversale d'un tentacule. Cette section n'est point exactement circulaire ; elle déprime sa surface dans la région tournée vers le corps de la larve, et elle y porte même une gouttière peu profonde. Ces tentacules sont creux. Chacun d'eux renferme une cavité axiale, continue avec le cœlome du tronc ; son diamètre égale à peu près la plus grande épaisseur de la paroi. Celle-ci est constituée par un épithélium cylindrique simple, vibratile, qui s'unit, au niveau de la base tentaculaire, à l'ectoderme du tronc. Son épaisseur est faible dans la zone déprimée ; elle est plus forte, presque du double, dans la zone opposée. Cette assise épithéliale porte sur sa paroi interne, annexée à sa basale, des petits renflements et des filaments anastomosés, que le bleu de méthylène permet d'apercevoir aussi sur les larves entières. Des productions analogues existent sous l'ectoderme du reste du corps, principalement dans les régions vibratiles et autour de la plaque

céphalique. Son aspect, ses divers caractères, autorisent à présumer, pour ce réseau, en faveur d'une nature nerveuse. Il s'agirait ici d'un lacis nerveux larvaire peu serré, disséminé sous l'ectoderme entier, plus précis dans les zones vibratiles ou dans celles qui correspondent à des ébauches de centres nerveux. L'affirmation est pourtant difficile ; sur des êtres aussi peu différenciés, les actions des réactifs colorants n'ont point la même valeur que sur des animaux plus complexes, aux tissus nerveux arrêtés dans leur nature propre. On est obligé, pour conclure, de juger d'après les connexions et d'après l'allure générale ; ces notions comptent pour beaucoup, il est vrai, mais elles ne procurent pas une certitude complète. La cavité des tentacules renferme des cellules semblables à celles du mésoderme, et qui en proviennent, du reste. Quelques-unes s'appliquent contre la face interne de l'ectoderme, pour y former une somatopleure discontinue. Les autres, ovalaires ou fusiformes, sont suspendues dans la cavité cœlomique du tentacule ; plusieurs sont entièrement libres ; la plupart s'attachent à la paroi ectodermique par l'une, au moins, de leurs pointes.

La figure 61 de la planche X représente une coupe transversale du tronc passant en arrière de l'orifice métasomique. Cette coupe, encadrée par les sections des six tentacules, contient, non seulement l'entéron comme les précédentes, mais encore la poche métasomique. L'ectoderme est partout établi sous la forme d'un épithélium pavimenteux homogène, aux petites cellules cubiques. Il n'existe plus aucun vestige de la plaque médullaire. L'entéron, refoulé par la poche métasomique dans la partie dorsale du tronc de la larve, a perdu son aspect circulaire sur ses sections transversales ; il est devenu plat, et s'infléchit même en dessous par un effet tout mécanique. La poche métasomique constitue un appareil nouveau. Placée sous l'entéron, elle est obligée de se plisser, à cause de sa grande largeur, pour se loger et tenir dans l'espace qui lui est laissé. Sa paroi, continue avec l'ectoderme au niveau de l'orifice métaso-

mique, consiste en un épithélium simple, dont les cellules, du double plus fortes que celles de l'ectoderme superficiel, sont environ deux fois plus longues que larges. Ces cellules sont toutes semblables; elles manquent de cils vibratiles. La cavité de la poche, ample, porte des diverticules latéraux. Ceux-ci sont accidentels, et il convient de ne leur accorder aucune importance. Leur présence résulte du plissement de l'organe, dont la cause est expliquée ci-dessus. Ils diffèrent d'une coupe à l'autre et d'un individu à l'autre. Chaque larve a, en cela, sa propre manière d'être. Cette cavité communique avec le dehors par l'entremise de l'orifice métasomique; elle est emplie d'eau de mer, bien qu'elle soit loin d'avoir, à cause du plissement et du tassement des plis, son entière ampleur.

Le mésoderme compose encore une somatopleure et une splanchnopleure discontinues; la somatopleure revêt non seulement la face interne de l'ectoderme superficiel, mais encore la face externe de la poche métasomique. Cette disposition se comprend d'après l'équivalence complète de ces deux surfaces. La poche correspond à une dépression ectodermique poussée en dedans, vers l'intérieur du corps; la face externe de sa paroi se rattache, par conséquent, à la face interne de l'ectoderme. Les cellules mésodermiques libres sont, pour la plupart, sphériques ou ovalaires; elles subissent des divisions rapides et augmentent en nombre; beaucoup se rangent autour de la poche et sur la région dorsale de l'entéron. Les éléments conjonctivo-musculaires sont ici plus rares qu'ailleurs.

La figure 62, de la planche X, montre une coupe transversale passant par le commencement du rectum, un peu en avant de l'ébauche du bourrelet vibratile postérieur. Le rectum possède, à peu de chose près, la structure histologique de l'entéron; sa paroi consiste en un épithélium cylindrique simple, dont les cellules seraient pourtant un peu plus petites. La cavité, en revanche, est beaucoup plus étroite. La poche métasomique ne s'étend pas jusqu'à ce

niveau ; de cette sorte, le rectum est seul dans le cœlome. Outre la somatopleure et la splanchnopleure discontinues, l'espace cœlomique contient des cellules libres, dont la plupart sont ovalaires, et se segmentent rapidement. Quelques-unes s'agencent pour délimiter, sous le rectum, une courte ébauche incomplète d'un vaisseau ventral.

La figure 53 de la planche IX représente une coupe médiane, longitudinale et verticale, d'une jeune Actinotroque. Cette figure complète les précédentes ; elles les relie mutuellement, et montre les dispositions générales des organes. Elle fournit quelques données supplémentaires sur plusieurs parties. Le lobe préoral porte à son sommet la plaque céphalique. Celle-ci, relativement vaste, plus épaisse que les zones avoisinantes, comprend deux couches : l'une externe, épithéliale, composée d'étroites cellules cylindriques, munies de cils vibratiles ; l'autre profonde, plus mince que la première, constituée par de la substance fibrillaire. Ces deux assises se joignent intimement, et se confondent par leur commun plan de contact ; la basale ectodermique passe en dedans de la couche fibrillaire, non pas entre celle-ci et l'épithélium superficiel. Toutes deux forment un seul et même organe, identique à la plaque céphalique des Trochophores d'Annélides, qui produit le centre nerveux cérébral de ces animaux. Les fibrilles sous-jacentes à l'ectoderme du lobe préoral se relient à la couche fibrillaire de la plaque, et s'irradient autour d'elle. Ce fait compte pour beaucoup dans mon opinion exposée ci-dessus, relative à la nature nerveuse de ces fibrilles. En somme, cette plaque constitue à l'Actinotroque un centre nerveux, le seul qui existe. La plaque médullaire, tout en ayant une nature sensorielle, à en juger d'après ses cellules à cnidocils, n'est pas aussi avancée dans le sens nerveux, car elle se borne à une couche épithéliale et elle ne porte point d'assise fibrillaire.

Cette coupe longitudinale fournit encore quelques notions sur la distribution des cellules mésodermiques dans le cœlome. Parmi ces dernières, les éléments conjonctivo-mus-

culaires, moins nombreux que les autres, sont dispersés sans trop de régularité; ils s'agencent en un réseau lâche, indéterminé; ils ne forment point, par leur juxtaposition, des parois complètes d'une certaine étendue. La région postérieure du tronc fait exception pourtant. Plusieurs de ces éléments s'attachent à l'extrémité antérieure du rectum, non loin de sa jonction avec le bout de l'entéron; ils rayonnent autour d'elle pour souder leurs pointes à l'ectoderme voisin. Ils façonnent ainsi une membrane transversale, ou faiblement oblique, comparable à un diaphragme qui, traversé par le rectum, séparerait la cavité cœlomique péri-entérique de la cavité cœlomique péri-rectale. Cette membrane équivaut, par suite, à un mésentère vertical, transversal et postérieur. Elle est incomplète cependant; ses cellules composantes, tout en se trouvant proches, se séparent par des espaces amples, qui permettent des communications directes entre les deux chambres cœlomiques délimitées par elle. En outre, d'autres éléments conjonctivo-musculaires partent, soit isolément, soit groupés à plusieurs en un petit faisceau, de l'ectoderme péri-rectal pour aboutir aux environs de l'anus, soit sur le rectum lui-même, soit sur l'ectoderme péri-anal. Ceux-ci ne forment pas des membranes réelles, car ils sont trop peu nombreux. Ils ne manquent jamais; ils servent à produire les mouvements que la région de l'anus, rectum et ectoderme, accomplit fréquemment chez les larves vivantes.

La figure 54, de la planche IX, complète la précédente. Elle montre une coupe longitudinale et horizontale d'une larve un peu plus âgée. Cette section est légèrement oblique pourtant; elle passe à la fois par l'anus et par l'œsophage; elle intéresse seulement la partie latéro-dorsale du lobe préoral, fermé à ce niveau, car ses bords se soudent au tronc. Autour de cette section du lobe préoral, se trouve une autre coupe du même lobe prise plus loin dans la série des coupes; celle-ci représente le lobe préoral coupé dans l'endroit où il est le plus large, et où ses bords se séparent du tronc pour

laisser la cavité vestibulaire communiquer avec le dehors. Les notions supplémentaires, fournies par cette figure, tiennent aux tentacules et aux ébauches néphridiennes. Deux des premiers ont été saisis dans la coupe ; ils montrent avec netteté leur nature de mamelons tégumentaires creux, formés par la paroi du tronc et par la cavité cœlomique. Les dernières, encore petites, se rattachent à la somatopleure dont elles proviennent; elles sont placées au niveau de la zone qui unit l'œsophage à l'entéron. A ce niveau se trouve, sur l'extérieur du corps, un étranglement entre le lobe préoral très ample et le tronc renflé à la hauteur de l'insertion des tentacules.

III. Reconstitution des organes d'après la forme extérieure, les coupes réelles, et les coupes optiques. — La paroi du corps des jeunes Actinotroques est seulement constituée par l'ectoderme, auquel s'adjoint une mince somatopleure discontinue. Celle-ci fait encore défaut au moment où l'embryon devient libre. Ses premières ébauches sont données par quelques cellules mésodermiques, qui cessent de rester suspendues dans la cavité du cœlome. Elles s'accolent à la face interne de l'ectoderme, et s'étalent sur elle. Elles augmentent par deux procédés : au moyen d'emprunt de nouveaux éléments au cœlome ; par la subdivision des cellules qui la constituent déjà. L'ectoderme prolifère, pour se prêter à l'accroissement subi par la larve, et pour grandir en même temps. Les cellules, tout en augmentant leur quantité, se rapetissent ; elles deviennent cubiques, sauf en quelques régions, vibratiles ou sensorielles. Là elles se rendent plus hautes, et l'épithélium passe à l'état cylindrique. Telles sont : la plaque céphalique, la paroi vestibulaire, la gouttière et la plaque médullaires, enfin l'ébauche, à peine indiquée encore, de la couronne vibratile postérieure.

Les annexes extérieures de la paroi du corps consistent en tentacules. Ceux-ci correspondent à des mamelons

exhaussés aux dépens de cette paroi, et accrus suivant leur axe longitudinal. Aussi possèdent-ils une structure identique à celle de la paroi du corps, avec cette seule différence que l'ectoderme est cylindrique sur toute leur étendue. Leur cavité dépend directement du cœlome, et ne cesse, depuis le début, de communiquer avec lui.

Le corps possède une autre annexe intérieure : la poche métasomique. Celle-ci apparaît au moment où la larve se met en liberté, ou un peu avant, ou un peu après ; il est, à cet égard, des variations individuelles. Mais les moyens de formation sont les mêmes dans tous les cas. Cet organe prend naissance sur la face ventrale du tronc, en arrière de la couronne tentaculaire. Son ébauche première consiste en une rainure transversale, en une dépression étroite et longue, qui se creuse dans la paroi du corps, et qui la soulève en la reportant en dedans. Cette dépression continue à s'approfondir, et à devenir plus vaste. Elle se convertit peu à peu en une poche large et plate, qui s'avance dans le cœlome au-dessous de l'entéron ; elle se rapproche progressivement, par sa propre extension, de l'extrémité postérieure du tronc. Sa cavité communique avec le dehors par l'ouverture de la dépression, transformée ainsi en orifice métasomique. Sa paroi est donnée par la paroi du corps ; elle a la même composition, avec cette différence que les feuillets sont invertis, l'ectoderme en dedans et la somatopleure en dehors, à cause de leur orientation différente. Les cellules de sa somatopleure ressemblent à leurs voisines. Celles de son ectoderme, surtout dans le fond de la poche, sont plus fortes que celles de l'ectoderme du tronc, et subissent des segmentations plus nombreuses pour suffire à l'amplification plus rapide de l'appareil. La poche entière se plisse sur elle-même, tout en grandissant et en progressant vers l'arrière. La cause d'un tel phénomène est mécanique. La poche est large, plate ; elle se glisse sous l'entéron, dans un espace limité en bas par la surface courbe de la région ventrale du tronc. Elle est obligée, en raison de sa grande lar-

geur, de se prêter à cette forme de son contenant, et de se disposer en conséquence ; ses bords décrivent des sinuosités plus ou moins profondes, qui lui donnent un aspect plissé.

Le système nerveux possède une structure des plus simples. Il consiste en un réseau peu serré de fines fibrilles, rattachées aux cellules ectodermiques, produites par elles, et surtout abondantes dans les régions sensitives ou vibratiles. Cette notion est celle qui concorde le mieux avec les faits observés sur ces fibrilles sous-ectodermiques. Il possède, par surcroît, deux centres. L'un est vraiment affirmé dans son rôle : la plaque céphalique. Il consiste en cellules épithélio-nerveuses, dont les prolongements sont assez nombreux et assez fournis pour composer une lame de substance fibrillaire sous-jacente à l'assise épithéliale, et liée à elle. Au début, la couche épithéliale existe seule ; la lame fibrillaire naît et grandit progressivement, à mesure que la lame augmente en âge. A cette lame se rattachent, en rayonnant autour d'elle, les fibrilles sous-ectodermiques du réseau nerveux appartenant au lobe préoral. Le second centre ne doit être considéré comme tel que par extension, par comparaison avec ses homologues des larves d'Annélides. Il est donné par la plaque médullaire. Celle-ci se compose seulement de cellules épithéliales, munies de cils vibratiles ou de cnidocils. Son réseau nerveux ne devient pas assez épais pour produire une lame appréciable de substance fibrillaire. Elle en reste à l'état où se trouve la plaque céphalique, au moment de la mise en liberté de la larve ; elle ne le quitte point.

Le tube digestif s'étend de bout en bout, dans le tronc, suivant une ligne droite. Il possède deux ouvertures, diamétralement opposées : la bouche et l'anus. Celui-ci, étroit, est percé au sommet de l'extrémité postérieure du corps. Celle-là, précédée par le spacieux vestibule que le capuchon (lobe préoral) délimite en avant et au-dessous du tronc, est située dans la région dorsale du corps, sous la base de ce capuchon. Le tronc s'infléchit et remonte dans sa part anté-

rieure ventrale, pour arriver jusqu'à elle. Ce déplacement de l'orifice buccal est indépendant de lui. La bouche conserve la situation qu'elle avait avant la mise en liberté ; elle est placée sur la ligne médiane de la face inférieure du corps, en arrière et au-dessous de l'extrémité antérieure de l'individu. Seulement, la production et l'amplification considérable du lobe préoral modifient peu à peu cette disposition première. Le lobe s'accroît en prenant l'aspect d'un capuchon, qui passe au-devant de la bouche pour recouvrir la partie antérieure de la région ventrale de la larve. Il s'étale à une certaine distance de cette région, pour ménager le vestibule entre elle et lui. Sa position particulière modifie l'équilibre du corps par rapport au milieu. Pour compenser le poids de ce volumineux lobe, qui s'étend vers le bas, et pour conserver le centre de gravité en sa place, la région ventrale est obligée de se bomber, de se rendre fortement convexe dans sa partie antérieure. Par suite et comme conséquence mécanique toute obligée, la bouche remonte vers le haut, bien qu'elle conserve exactement sa situation initiale dans la paroi où elle est percée.

La bouche est un orifice circulaire, assez vaste, aux lèvres contractiles; des éléments conjonctivo-musculaires s'irradient autour d'elles pour leur donner leur capacité de mouvement. Elle conduit les particules alimentaires dans un œsophage large et court, différencié sur place aux dépens de l'ébauche œsophagienne. Cette différenciation s'accomplit par un accroissement de l'ensemble, par la régularisation des contours, et par l'allongement des cellules. La région postérieure de l'œsophage se joint à l'antérieure de l'entéron. Celle-ci s'élargit brusquement en arrière de la zone de jonction ; aussi cette dernière se montre-t-elle comme une rainure circulaire, faiblement indiquée dans la région dorsale, plus prononcée sur les côtés, et fortement accentuée dans la région ventrale à cause de la présence du diverticule ventral de l'entéron.

L'entéron constitue la deuxième partie, et la plus volumi-

neuse, du tube digestif de l'Actinotroque. Il conserve, à peu de chose près, l'allure qu'il avait au moment de la mise en liberté de la larve ; mais il devient plus spacieux, et cette amplification, dirigée suivant celle du corps entier, entraîne en lui des modifications importantes. Il prend la forme d'un ovoïde, au gros bout antérieur et raccordé à l'œsophage, au petit bout postérieur et relié au rectum. Son diamètre transversal horizontal est supérieur au vertical, surtout dans sa moitié postérieure, comprimée de bas en haut par la poche métasomique. Enfin, sa partie antérieure et ventrale se bombe comme la région correspondante du tronc, et elle produit progressivement une expansion large et peu profonde, tournée en avant : le diverticule ventral. Le développement de ce diverticule marche de pair avec la modification particulière du tronc ; l'un accompagne l'autre d'une façon si précise qu'il paraît y avoir en cela une relation de cause à effet, et non pas une simple juxtaposition de phénomènes indépendants. Or, ce n'est pas la formation du diverticule qui cause le bombement antérieur du tronc, puisque ce dernier résulte de la nécessité pour le corps de conserver son équilibre, de garder en sa place le centre de gravité, à cause de l'extension considérable prise par le lobe préoral. Il faut donc admettre, au contraire, que le bombement entraîne la genèse du diverticule. L'entéron s'amplifie par sa surface entière ; et, comme un vaste espace s'établit peu à peu dans la partie antérieure et ventrale du tronc, l'entéron y pénètre en y envoyant le diverticule. De ces deux phénomènes, l'un résulte de l'autre. En outre, la croissance en surface, qui détermine la formation du diverticule, conduit aussi à la production d'un bourrelet médian et longitudinal sur la zone entérique voisine de cette expansion ventrale.

Le rectum, la troisième et dernière partie du tube digestif de l'Actinotroque, s'étend depuis l'extrémité postérieure de l'entéron jusqu'à l'anus. Il dérive de l'ébauche rectale engendrée avant la mise en liberté de la larve. Il en

provient, sans subir pour cela des modifications trop considérables. Il a l'aspect d'un canal cylindrique, à la lumière assez étroite. D'abord droit, il s'infléchit quelque peu et il se coude en devenant plus long. Son attache à l'entéron est moins précise que celle de l'œsophage, à cause de la disposition différente des parties, car le bout entérique postérieur s'effile au point de se rendre presque aussi étroit que le rectum lui-même; elle consiste en un étranglement circulaire peu marqué.

La jeune Actinotroque possède un cœlome spacieux, compris entre l'entéron et la paroi du corps. Ce cœlome n'est autre que le blastocœle agrandi; il dérive directement, en modifiant sa forme comme la larve et en s'amplifiant, du blastocœle de la blastule. Lorsque la blastule se change en gastrule, sa cavité blastocœlienne ne disparaît pas; elle demeure entre les deux feuillets blastodermiques primordiaux. Quand la gastrule se convertit en une jeune Actinotroque, cette cavité grandit, tout en conservant sa place; les éléments mésodermiques issus du protendoderme parviennent en elle, et ils s'y multiplient. Cette structure se conserve pendant que la jeune Actinotroque nage librement et se perfectionne ; les éléments du mésoderme augmentent en nombre, et se différencient. Le blastocœle, de ce fait, acquiert la valeur et les propriétés d'un cœlome. Aucun des espaces cœlomiques de la larve n'a une autre origine ; tous dérivent également du blastocœle primitif. La question ayant une grande importance, j'ai tâché de l'élucider en examinant avec attention, et à plusieurs reprises, toutes les phases successives. Mes observations conduisent à ce résultat : le cœlome n'est que le blastocœle conservé, accru, et modifié dans sa forme.

Le mésoderme comprend deux parts principales : des assises épithéliales incomplètes, établies en une somatopleure et une splanchnopleure discontinues; des éléments isolés, tenus en suspension dans le cœlome. Il est deux catégories, parmi ces derniers. Les uns, les moins nom-

breux, se différencient hâtivement en cellules conjonctivo-musculaires. Les autres, plus abondants, conservent leur nature d'éléments embryonnaires; ils emploient leur activité à se subdiviser et à augmenter ainsi leur quantité. Tous dérivent à titre égal du mésenchyme primitif, du mésoderme à son début. Les cellules mésodermiques, à mesure que la larve grandit, se multiplient, soit par leur propre segmentation, soit par des emprunts nouveaux à l'endoderme, cette dernière origine étant la plus restreinte. Ce faisant, ils se comportent de manières différentes. Les uns restent semblables à leurs devanciers, et se disposent comme eux. D'autres, pour donner à la larve une certaine capacité contractile, se changent en éléments conjonctivo-musculaires. D'autres enfin s'appliquent isolément contre l'ectoderme ou contre l'endoderme; ils composent une somatopleure et une splanchnopleure, imparfaites encore. Tous réunis constituent, par leur ensemble, un mésenchyme primaire et larvaire. Une partie de ce mésenchyme garde l'allure caractéristique, l'autre prend une disposition épithéliale. Les couches de l'épithélium mésodermique ne sont pas ainsi d'emblée; elles se forment progressivement, et se complètent, par l'accolement de cellules conjonctives à des lames épithéliales (ectoderme, endoderme) préexistantes, et par l'adjonction de nouvelles cellules à celles qui ont commencé le phénomène. L'épithélium mésodermique provient du mésenchyme. Le blastocœle, d'abord situé entre l'ectoderme et l'endoderme, transformé en cœlome, se précise lui-même en se limitant par des membranes épithéliales que produisent les éléments conjonctifs qu'il contient.

L'Actinotroque engendre, aux dépens de sa somatopleure, deux masses cellulaires que je considère comme des néphridies primordiales. Ces groupes sont situés, symétriquement, sur les côtés de la larve, au niveau de l'extrémité postérieure de l'œsophage. Ils grandissent par la prolifération de leurs éléments constitutifs; ils s'avancent à mesure dans le cœlome, jusqu'à toucher le diverticule ventral de

l'entéron. Ils contractent alors, mais d'une façon secondaire, par l'entremise de cellules conjonctivo-musculaires, des relations d'adhérence avec ce diverticule ou avec la paroi œsophagienne. Parfois, notamment dans leur partie centrale, leurs éléments se confondent en un syncytium. Je n'ai jamais vu, chez la jeune Actinotroque, ni sur des coupes, ni sur des larves vivantes, des canaux se creuser dans leur substance. Je ne conclus en faveur de leur nature néphridienne que d'après leur évolution ultérieure.

IV. Résumé et critique des observations. — *En résumé*, pendant les premières époques de son existence libre, la jeune Actinotroque modifie sensiblement sa forme et sa structure. Elle produit des tentacules disposés en une couronne transversale, engendrés symétriquement les uns après les autres, les ventraux étant les premiers. Son lobe préoral s'élargit, et se convertit en un capuchon volumineux qui ménage un spacieux vestibule en avant de la bouche. Une couronne vibratile postérieure, montée sur un épais bourrelet circulaire, prend naissance peu à peu. La poche métasomique se façonne sur la face ventrale du corps, en arrière de la ligne des tentacules, par une dépression ectodermique. La plaque céphalique du lobe préoral s'affirme comme centre nerveux de la larve. La plaque médullaire se borne à être constituée par des cellules vibratiles et des cellules sensorielles. En outre un réseau de fibrilles, probablement de nature nerveuse, se dessine sous l'ectoderme du corps entier. L'entéron produit, dans sa région antérieure et inférieure, un volumineux diverticule ventral. Le blastocœle converti en cœlome s'amplifie ; il contient le mésoderme mésenchymateux, établi en un mésenchyme primaire. Quelques-uns des éléments de ce dernier s'accolent à l'ectoderme et à l'endoderme ; ils s'assemblent en couches épithéliales incomplètes, et ils composent une somatopleure et une splanchnopleure discontinues. Les autres cellules mésodermiques continuent à se segmenter pour

accroître leur nombre, ou bien se changent en éléments conjonctivo-musculaires. Deux ébauches néphridiennes se forment aux dépens de la somatopleure, dans la région antérieure du corps, de part et d'autre de l'œsophage.

Critique. — La structure de la jeune Actinotroque depuis sa mise en liberté, et les transformations subies par elle, ont été peu étudiées. Les auteurs se sont attachés surtout à l'examen de la larve complète, y compris Masterman, dont le travail est le plus documenté. Pourtant, quelques observations furent publiées à plusieurs reprises. Dyster (1858) représente et décrit la larve avant la production des tentacules; les dessins sont mauvais et les descriptions peu explicites. Claparède (1863) signale des Actinotroques munies de quatre tentacules. Leur aspect extérieur est seul indiqué. Il offre quelques particularités intéressantes, que je n'ai jamais eu l'occasion de remarquer ; le lobe préoral est fort grand; la plaque céphalique est déprimée ; les tentacules sont plus larges que le corps.

Metschnikoff (1871) fournit le premier un mémoire important, dans lequel il suit les principaux changements de la forme extérieure, et la grosse organogénie en ce qui concerne l'entéron avec la poche métasomique. Mes observations sur les points qu'il mentionne ne s'écartent des siennes que par des détails insignifiants, dont les principaux portent sur les dimensions mutuelles des parties. Caldwell (1882-1885) reprend ces recherches, et les complète par endroits. Il signale la gouttière médullaire, qu'il compare à la ligne primitive des Vertébrés. Il admet que la couronne des tentacules se forme aux dépens de la partie postérieure de la couronne vibratile orale ; ceci est en contradiction avec mes propres résultats. D'après lui, la plaque céphalique n'est pas le seul centre nerveux ; négligeant la gouttière médullaire, il mentionne l'existence d'un anneau nerveux sous-tentaculaire, que je n'ai jamais trouvé chez mes larves. Le cœlome serait divisé en deux cavités, l'une antérieure et

céphalique, l'autre postérieure, séparées par un diaphragme; je n'ai rien vu de pareil. Enfin, cet auteur décrit deux néphridies, qui ne correspondent pas à celles que j'ai indiquées; son texte et ses dessins ne permettent pas, du reste, de se faire une idée juste de ses observations. A ce qu'il me semble, il a considéré comme telles des parties de la poche métasomique, dont il n'a point reconnu la vraie nature.

§ 2. — Structure de l'Actinotroque achevée.

L'Actinotroque complète mesure environ, comme longueur, un millimètre à un millimètre et demi; je n'en ai point vu dépassant cette taille. Elle a les mêmes habitudes et la même allure que les larves plus jeunes. Elle est surtout abondante en mai, après quoi elle disparaît progressivement, soit par métamorphose en jeune Phoronis, soit par entraînement au large des côtes. Les moyens de l'étudier sont identiques à ceux dont il convient de se servir pour les Actinotroques plus jeunes. L'exposé des observations est traité, par suite, de la même manière.

I. Étude de la forme extérieure. — La forme de la larve change peu. L'Actinotroque se borne à s'amplifier, surtout dans le sens de sa longueur. Elle est moins renflée, moins ventrue que dans ses phases plus jeunes. Le lobe préoral conserve son aspect de capuchon; il se tient ainsi, d'habitude. Mais sa capacité de contraction est plus grande à cause de l'augmentation du nombre de ses éléments conjonctivo-musculaires. Ses bords frisent parfois, par petites saccades; l'individu le relève plus ou moins, dans certains cas, et l'étale en avant de lui comme une volumineuse languette, comme une trompe ovalaire. Son allure en capuchon transversal, surplombant, paraît correspondre à la position du repos. En tout cas, il est fortement excavé en dessous, comme le montre la coupe longitudinale verticale de la figure 55, dans la planche IX; il laisse ainsi un vaste espace à la ca-

vité vestibulaire. Son allure est telle qu'il est permis de le comparer à un dôme, libre par les trois quarts de ses bords, soudé au corps et confondu avec lui par l'autre quart.

Les tentacules sont au nombre de douze, six d'un côté, six de l'autre. Je n'ai jamais observé que cette quantité fût dépassée. Ils composent une couronne complète autour du tronc, car leurs bases se touchent, ou peu s'en faut. Ces bases constituent, par leur ensemble, une bande d'insertion, établie en un bourrelet à peine prononcé. Cette bande n'est pas franchement transversale; elle oblique en haut et en avant; cette orientation s'accuse dès les premières phases, et se maintient désormais. Les deux tentacules ventraux sont les plus longs, les deux dorsaux les plus courts; les intermédiaires font, suivant leur place, une transition ménagée de l'un de ces extrêmes à l'autre. Les ventraux mesurent en moyenne, dans leur longueur, le quart de l'axe longitudinal du corps entier; les dorsaux comptent à peu près le quart des précédents. Tous sont cylindriques, de même diamètre dans leur entière étendue; chacun se termine par une extrémité hémisphérique; la largeur varie du sixième au huitième de la longueur. Ils divergent sur le corps, mais en obliquant vers l'arrière; leur surface est couverte de cils vibratiles fins et nombreux. Ils s'emploient avec efficacité à soutenir la larve dans l'eau, et à lui permettre de se mouvoir (fig. 23 et 24, Pl. IV).

La couronne vibratile postérieure est complète. Un large bourrelet saillant, circulaire, la supporte; sa présence donne au tronc une forme caractéristique. Le plus grand diamètre transversal est à la hauteur de la couronne des tentacules, comme de l'orifice métasomique; c'est à ce niveau que le tronc est le plus large. Ce dernier s'effile progressivement vers l'arrière, tout en conservant circulaires ses sections transversales. Puis, en avant de l'extrémité postérieure, à une distance d'elle égale environ au huitième de la longueur totale du corps, il se renfle brusquement pour produire le bourrelet.

La largeur du tronc, à ce deuxième niveau, mesure environ la moitié de celle du niveau tentaculaire; elle se maintient sans varier, sans augmenter ni diminuer, sur toute l'étendue du bourrelet. Puis, en arrière de lui, le tronc s'effile de nouveau d'une manière brusque; il forme, en cet extrême bout du corps, un dôme surbaissé, au sommet duquel s'ouvre l'anus. Les cils vibratiles de cette couronne sont nombreux et serrés; leur longueur est supérieure à celle des autres cils de la larve. Aussi jouent-ils un rôle efficace dans la locomotion de l'animal; ils viennent à cet égard, comme importance, immédiatement après ceux des tentacules.

L'orifice métasomique conserve, depuis sa naissance, son aspect et ses dimensions. En revanche, la poche métasomique, dont il fait communiquer la cavité avec le dehors, s'accroît dans des proportions considérables; elle s'étend dans le cœlome du tronc, jusqu'à la couronne vibratile postérieure, puis se redresse et remonte pour continuer à s'accroître au-dessus de l'entéron. Les lèvres de cet orifice sont couvertes de petits cils vibratiles.

Les taches pigmentaires deviennent plus nombreuses. Peu de tentacules en sont privés; la plupart en portent une en moyenne, plus souvent placée vers le sommet libre. Les autres parties du corps en ont parfois, notamment le lobe préoral sur ses bords. Leur aspect, leur couleur, leur situation dans la somatopleure sous-jacente à l'ectoderme, n'ont point changé depuis les phases précédentes. Il est difficile de se prononcer sur leur rôle. Leur nature, et leur position, leur permettent d'absorber les radiations lumineuses; mais je n'ai point observé que les cellules ectodermiques, voisines d'elles, soient modifiées dans leur structure. Elles correspondent seulement à des points d'absorption lumineuse, par une conséquence de la vie pélagique des larves, et non à des ocelles, même d'une composition élémentaire.

Le revêtement vibratile du corps entier s'est affirmé dans le sens préparé au cours des premières phases. Les seules ré-

gions vibratiles sont : les tentacules, la couronne postérieure, le vestibule avec la plaque médullaire, les bords du lobe préoral, la plaque céphalique et ses environs, enfin l'anus et les régions voisines. Partout ailleurs les cils ont presque disparu ; en tous cas, ils y deviennent plus rares et plus courts.

II. Étude des coupes. — La figure 63, de la planche XI, représente une coupe transversale, passant par la bouche, dans la région antérieure du corps. Le capuchon du lobe préoral y est intéressé en son entier ; sa section, menée parallèlement à son bord, est circulaire, complète et fermée. Cette figure donne une idée nette du vestibule, de son ampleur, et de ses rapports. La paroi du lobe préoral est plus mince dans sa zone inférieure, qui proémine sous la face ventrale du corps, que dans la supérieure. Elle est plus épaisse en ces derniers points, surtout au niveau de la bouche, car cet orifice est un peu plus étroit que la lumière de l'œsophage ; la cavité du vestibule se rétrécit peu à peu jusqu'à lui, pour s'élargir de nouveau ensuite, dans la cavité œsophagienne. L'ectoderme revêt les deux faces du lobe préoral. Celui de la face externe est pavimenteux simple ; ses cellules sont petites, cubiques, presque confondues les unes avec les autres. Il en est de même dans la face interne, pour l'épithélium ectodermique de sa moitié inférieure, mais non pour celui de sa moitié supérieure. L'épithélium y devient progressivement plus épais en approchant de la bouche ; ses cellules se distinguent mieux, et leurs cils vibratiles deviennent plus longs, plus abondants. Finalement, la bouche se limite par un ectoderme aux éléments cylindriques, munis de nombreux cils vibratiles. Ce caractère se conserve dans l'entrée de l'œsophage, dont la coupe est placée au-dessus de l'orifice buccal. L'épithélium œsophagien, simple toujours, y consiste en longues cellules cylindriques, dont la hauteur mesure quatre à cinq fois la largeur ; des cils vibratiles les recouvrent en grande quantité.

La cavité cœlomique occupe l'ample espace compris entre

les deux faces, externe et interne, du lobe préoral, et entre leurs dépendances. Elle contient de nombreux éléments mésodermiques, suspendus dans son plasma transparent. Les uns n'ont subi aucune différenciation particulière; ils gardent leur nature embryonnaire, et prolifèrent activement. Les autres, convertis en éléments conjonctivo-musculaires, s'allongent en fuseaux; ils se terminent à leurs deux extrémités par deux prolongements longs et fins, parfois ramifiés, qui vont s'attacher aux parois du lobe ou s'unir à leurs similaires d'autres cellules. Deux lames endothéliales continues, complètes, formées d'éléments aplatis, tapissent les parois cœlomiques des deux faces du lobe. Le cœlome n'est plus circonscrit par l'ectoderme; il s'entoure d'une membrane endothéliale qu'il applique contre cet ectoderme pour se séparer de lui. Sauf ces lames d'épithélium, le mésoderme conserve partout son caractère mésenchymateux. Ses éléments, notamment les conjonctivo-musculaires, divergent dans toutes les directions. Il est pourtant quelques orientations fonctionnelles, plus précises et mieux déterminées. Les fibres conjonctivo-musculaires sont surtout nombreuses auprès de la bouche; elles rayonnent autour d'elle. Elles servent à produire les contractions de ses bords.

La figure 64, de la planche XI, montre une partie d'une autre coupe du même lobe préoral. Cette partie est la plaque céphalique. Sa structure, comme ébauche de centre nerveux, est bien affirmée. Elle est plus épaisse que l'ectoderme avoisinant, mais elle est comprise dans sa substance; la basale du premier passe au-dessous d'elle pour la limiter également. Elle comprend deux parties : des neuroblastes superficiels, et une lame profonde de substance fibrillaire. Ceux-là sont agencés en un épithélium cylindrique, comme les éléments ectodermiques voisins, dont ils ne diffèrent, au reste, que par la modification spéciale qu'ils subissent, car tous ont même origine et même nature. Leurs parois profondes sont difficiles à distinguer; leurs noyaux sont placés à différentes hauteurs. Leur surface porte un revête-

ment vibratile long et serré. Leur extrémité interne se confond avec la substance fibrillaire. Celle-ci ne m'a paru contenir aucune cellule; tous les neuroblastes sont superficiels; nul ne pénètre en dedans pour se transformer en un élément nerveux complet. Son épaisseur la plus grande est au milieu de la plaque céphalique. A partir de ce point, elle s'amincit peu à peu vers les bords, et elle ne tarde pas à cesser d'exister.

Dans la figure 65, de la planche XI, est dessinée une coupe transversale du corps, passant par le milieu de l'œsophage et par celui du diverticule ventral. La section de l'œsophage est en haut, au bas celle du diverticule; sur les côtés se trouvent, d'une façon symétrique, les ébauches néphridiennes. L'ectoderme, qui revêt l'extérieur de la coupe, est semblable sur les côtés à celui du lobe préoral; il consiste de même en un épithélium simple, mince, aux cellules cubiques et presque confondues. Il n'en est pas ainsi pour le haut et le bas. En haut se placent symétriquement, de part et d'autre de la ligne médiane, deux mamelons larges et déprimés où l'ectoderme est cylindrique, plus haut qu'ailleurs; les coupes suivantes dénotent qu'il s'agit ici des bases des tentacules dorsaux, et de rien autre. En bas, la face ventrale est creusée d'un sillon large et peu profond. C'est la plaque médullaire, déprimée en gouttière peu marquée; les cellules de l'ectoderme y sont cylindriques, munies de cils vibratiles et de cnidocils.

L'œsophage a une section ovalaire, au grand axe vertical. Sa paroi est un peu plus épaisse que sa lumière n'est large; cette épaisseur est plus forte sur les côtés qu'en haut, et surtout qu'en bas. Elle consiste en deux couches cellulaires, emboîtées. L'extérieure, fort mince, n'est autre que l'endothélium péritonéal, la splanchnopleure. L'interne est le véritable épithélium œsophagien. Celui-ci se compose de longues cellules cylindriques, vibratiles, étroites, placées sur plusieurs rangs, car les noyaux sont situés à des hauteurs différentes. Le diverticule ventral est large, plat,

légèrement incurvé en cuiller; sa section transversale a la forme d'un croissant. Il contient une cavité spacieuse, dont la plus grande largeur dépasse de peu l'épaisseur de sa paroi. Celle-ci se revêt extérieurement d'une splanchnopleure continue; ses cellules, environ trois fois plus hautes que larges, s'agencent en un épithélium cylindrique. Leur protoplasme subit une modification vacuolaire des plus remarquables, dont la figure 66 montre les phases successives; ces phases sont souvent indiquées, dans un état larvaire un peu moins avancé que celui-ci, par plusieurs cellules juxtaposées. Des vacuoles se creusent dans la région basilaire de l'élément; d'abord petites, espacées et globuleuses, elles ne tardent pas à grandir, à se rapprocher les unes des autres, à revêtir des formes diverses. Le protoplasme diminue sa masse, à mesure. Le noyau est peu à peu relégué sur l'un des côtés; il demeure entouré par une capsule protoplasmique. En définitive, l'élément devient vacuolaire en entier; ces vacuoles réduisent le protoplasme à de minces lamelles entrecroisées, et à une lame qui revêt la paroi tout en enveloppant le noyau. Chez la larve vivante, ces espaces sont remplis par des granules de couleur jaune brunâtre. Ces substances disparaissent par l'action des réactifs, et laissent vides les vacuoles qui les contenaient.

Le cœlome se circonscrit par une somatopleure et une splanchnopleure continues, formées toutes deux de cellules très aplaties. La première tapisse la face interne de l'ectoderme; la seconde revêt la paroi œsophagienne, avec celle du diverticule. La cavité cœlomique elle-même contient, dans son plasma, des cellules mésodermiques embryonnaires et des éléments conjonctivo-musculaires. Les deux ébauches néphridiennes sont volumineuses; je n'ai point vu des canaux se creuser dans leur substance. Chacune d'elles consiste en un groupe cellulaire, dont les éléments profonds deviennent souvent syncytiaux. Elle s'étend de la paroi extérieure du corps au bord du diverticule ventral.

La figure 67, de la planche XI, montre une coupe trans-

versale du corps, passant à une faible distance en arrière de l'extrémité postérieure de l'œsophage. Au centre se trouve la section de l'extrémité antérieure de l'entéron, étranglée sur les côtés, et divisée en deux parts largement raccordées l'une à l'autre : l'une supérieure, qui conduit à l'œsophage; l'autre inférieure, qui est la base du diverticule ventral. L'ectoderme ressemble à celui de la coupe précédente. La plaque médullaire, infléchie en gouttière, montre les mêmes caractères. Deux tentacules dorsaux sont coupés en long sur une certaine étendue; leur cavité communique avec le cœlome ; leur paroi épaisse consiste en un épithélium ectodermique, simple, cylindrique, couvert de cils vibratiles. L'endoderme, qui entoure l'entéron et lui donne sa paroi, est formé d'un épithélium cylindrique simple, plus haut dans la part inférieure que dans la supérieure. En celle-ci, les cellules n'offrent aucune particularité importante. En celle-là, par contre, la plupart possèdent des vacuoles, dans leur région basilaire seule : ceci se conçoit, étant donnée la proximité du diverticule ventral. Sur la ligne médiane ventrale de cette part inférieure, les cellules endodermiques, plus hautes encore qu'ailleurs, y produisent un bourrelet peu saillant.

Le cœlome offre quelques dispositions dignes de remarque. Sa somatopleure, continue, tapisse la face interne de l'ectoderme superficiel. Sa splanchnopleure, également continue et complète, entoure l'endoderme. Les éléments mésodermiques embryonnaires, non différenciés, sont surtout nombreux dans la région médio-ventrale, entre la plaque médullaire et le bourrelet de l'entéron. Les cellules conjonctivo-musculaires sont nombreuses. Quelques-unes pénètrent dans les cavités des tentacules, et rayonnent autour de leurs bases; elles servent à actionner ces appendices, et à les mouvoir. D'autres se juxtaposent côte à côte, ou bout à bout, et composent des lames courtes et incomplètes, fenêtrées, qui s'étendent dans tous les sens, allant de l'entéron à la paroi du corps, ou d'un point de cette paroi à

une autre. Il est permis de considérer ces lames comme des membranes mésentériques, mais en ne leur donnant pas une importance supérieure à leur vraie manière d'être. Elles n'ont aucune disposition régulière; elles sont nombreuses, petites, orientées de façons diverses, et percées d'espaces laissés entre leurs cellules composantes. Elles cloisonnent le cœlome, mais incomplètement et irrégulièrement; elles n'équivalent point à des mésentères précis ni déterminés dans leur orientation.

La figure 68, de la planche XI, représente une section transversale du corps, passant en arrière de la précédente, un peu en avant de l'orifice métasomique. Elle intéresse, sur des longueurs variables, les bases des tentacules latéraux et ventraux; les sections transversales des tentacules dorsaux, prises dans cette coupe, ne sont point dessinées. L'ectoderme offre les mêmes caractères que dans la coupe précédente, soit sur le corps lui-même, côtés et face dorsale, soit sur les tentacules. Les dispositions dignes d'intérêt sont données par l'entéron et par le cœlome.

L'entéron occupe le centre de la figure. Sa section transversale est encore triangulaire, car elle n'est pas éloignée du point où il se dédouble en œsophage et diverticule ventral. Sa paroi, entourée par une splanchnopleure continue, consiste en un épithélium cylindrique simple, vibratile. Les cellules inférieures et latérales renferment des vacuoles dans leurs régions basilaires, mais privées des granules colorés; un bourrelet peu élevé se dessine également sur sa ligne médio-ventrale. L'endroit important est ici sur la ligne médio-dorsale. L'épithélium endodermique y est surmonté d'un amas de cellules serrées, accolées à lui, en voie de prolifération, et semblables aux éléments embryonnaires du mésoderme. J'ai cru au début, lors de mes premières observations, qu'il s'agissait en cela d'une ébauche de vaisseau dorsal, façonnée aux dépens du feuillet moyen. Une étude plus attentive m'a montré que cette masse cellulaire provient de l'endoderme. Elle s'étend, en conser-

vant la même structure et la même place, sur une certaine longueur. C'est elle, et les phases suivantes l'indiquent, qui donne naissance à la branche efférente de l'intestin du *Phoronis*. En tous cas, la ressemblance de ses éléments avec ceux du mésoderme est frappante. La raison en est, sans doute, dans leur commune origine, bien qu'il y ait différence de temps. Ceux-ci proviennent de l'endoderme jeune, encore établi comme feuillet primordial, comme protendoderme; ceux-là dérivent de l'endoderme plus âgé, bien affirmé comme feuillet définitif et interne. Mais il n'en est pas moins vrai que leurs dissemblances tiennent surtout à leurs différences d'origine dans le temps. Sauf cette opposition, les uns et les autres semblent identiques.

Le cœlome et le mésoderme sont conformés comme dans la coupe précédente, sauf plusieurs productions complémentaires. Sous l'entéron, et sur la ligne médio-ventrale, se trouve une ébauche du vaisseau ventral. Celle-ci consiste en un espace assez ample, limité par une paroi complète, formée de cellules conjonctivo-musculaires, et contenant dans un plasma liquide de nombreux éléments embryonnaires convertis en globules nucléés. La série des coupes montre comment cette ébauche s'établit par l'endiguement d'une part du cœlome. Quelques lames mésentériques, en se rapprochant et se joignant, délimitent un canal, régulier sur une certaine longueur. Ce conduit est le vaisseau ventral. Il ne provient donc pas de la splanchnopleure, mais des brides mésentériques qui traversent le cœlome; il correspond à une portion régularisée de la cavité cœlomique. Les globules équivalent à des éléments mésodermiques embryonnaires, que leur situation rend tels, et qui prolifèrent pour accroître leur nombre. En avant et en arrière, la paroi vasculaire se lie aux lames mésentériques irrégulières qui parcourent le cœlome, les globules se confondent avec les autres cellules du mésoderme. L'ébauche n'est ainsi précisée que par ses côtés et sur une faible longueur. La production de trajets vasculaires ne se borne pas du reste à ce conduit

ventral. D'autres espaces, plus petits et plus courts encore, prennent naissance dans les autres régions de la cavité cœlomique. La présente figure montre l'un d'eux, dont la section est encadrée seulement par deux cellules.

La figure 69, de la planche XII, montre une coupe transversale du corps, passant par l'orifice métasomique. Ce dernier était contracté et tordu, à la suite des préparations subies par la larve. Aussi sa section se présente-t-elle comme une fente étroite; dans la réalité, elle devrait occuper la majeure part de la région inférieure du dessin. Les sections des tentacules, ou, du moins, de la majorité d'entre eux, sont dessinées : beaucoup sont transversales; quelques-unes intéressent les bases adhérentes au corps. Les points importants tiennent aux tentacules et à la poche métasomique. Le reste ne diffère pas trop de la coupe précédente. L'entéron est déprimé de bas en haut par le début de la poche métasomique. Il porte, sur sa ligne médio-dorsale, le cordon de prolifération, qui donnera, pendant la métamorphose, l'intestin efférent du *Phoronis*. Le vaisseau ventral a disparu. Pourtant quelques trajets vasculaires, de petite taille, se délimitent çà et là dans l'intérieur du cœlome.

La section transversale de la paroi métasomique est simple, médiane. Sa cavité communique avec le dehors. Sa paroi consiste en un épithélium aux cellules cubiques, ou brièvement cylindriques, qui se raccorde à l'ectoderme sur le pourtour de l'orifice métasomique. Les tentacules ont la même structure que dans les phases plus jeunes. Leur forme a changé pourtant; ils sont déprimés, non plus sur une seule face, mais sur trois côtés ; leur section transversale est triangulaire, avec les angles arrondis. Leur allure en ce sens se rapproche beaucoup de celle de leurs similaires du *Phoronis* adulte.

La figure 70, de la planche XII, représente une coupe transversale du corps passant un peu en arrière de l'orifice métasomique. La principale différence avec la précédente

porte sur la poche du métasome. Celle-ci, ample et plissée, quitte la ligne médiane, pour empiéter, toujours contenue dans le cœlome, sur le côté gauche du corps. Ce faisant, elle rejette et dévie l'entéron sur la droite. Sa paroi se compose de cellules cylindriques, deux ou trois fois plus hautes que larges ; elle s'entoure d'une somatopleure continue. Le cordon de prolifération endodermique existe encore sur la ligne médio-dorsale de l'entéron. Les éléments embryonnaires sont plus nombreux parmi ceux du mésoderme, surtout autour de la poche métasomique ; les cellules conjonctivo-musculaires deviennent plus rares.

Les choses changent dans la figure suivante, 71 ; la coupe transversale passe à égale distance de l'orifice métasomique et de la couronne vibratile postérieure. La poche métasomique est toujours plissée, mais sa section est double. Elle comprend deux parties : l'une inférieure, l'autre supérieure. La première continue directement la zone métasomique qui s'ouvre au dehors par l'orifice ; elle se place sous l'entéron, mais en avançant plus ou moins sur le côté gauche. La seconde correspond au sommet de la poche, situé sur l'entéron lui-même. Toutes deux ont une structure semblable, identique à celle qui a été décrite pour la figure précédente. Le cordon de prolifération endodermique a disparu. Les éléments embryonnaires du mésoderme prédominent, quoique peu nombreux, sur les cellules conjonctivo-musculaires. La splanchnopleure est complète autour de l'entéron ; de même la somatopleure autour des deux parties de la poche métasomique. En revanche, sous l'ectoderme de la paroi du corps, relativement plus mince qu'ailleurs, la somatopleure est discontinue ; elle comprend seulement un petit nombre de cellules très aplaties, parfois assez distantes les unes des autres.

La coupe transversale de la figure 72, planche XII, passe immédiatement en avant de la couronne vibratile postérieure. L'ectoderme peu épais n'est doublé que par une somatopleure des plus incomplètes. L'entéron, fort rétréci, est enve-

loppé par une splanchnopleure continue, quoique représentée par une minime quantité d'éléments. Les cellules embryonnaires l'emportent en nombre, dans le mésoderme. Le lieu important de la figure est la poche métasomique. Celle-ci conserve, malgré la petitesse du corps larvaire à ce niveau, ses dimensions entières. Elle occupe toute la partie gauche de l'économie, repoussant l'entéron vers la droite, et empiétant à la fois sur la ligne médiane dorsale comme sur la ligne médio-ventrale. En ce point, la poche, toujours plissée, se recourbe sur elle-même pour monter au-dessus de l'entéron, et s'étendre en avant. Dans son élongation vers l'arrière, elle ne peut aller plus loin que la couronne vibratile postérieure, et elle se replie pour continuer à s'allonger vers l'avant. Son allure seule diffère d'avec les coupes précédentes ; sa structure histologique ne change pas.

Dans la figure 73, de la planche XII, est dessinée une coupe transversale, passant par la couronne vibratile postérieure. L'ectoderme consiste ici en un épithélium cylindrique, aux cellules longues et étroites, munies de nombreux cils. La somatopleure sous-jacente est à peine représentée ; elle se compose seulement de quelques cellules, parfois fort éloignées. Au centre de la cavité cœlomique se trouve le rectum, revêtu par une splanchnopleure discontinue ; sa paroi est faite d'une seule couche de cellules cylindriques. Le mésoderme comporte une petite quantité d'éléments, les uns embryonnaires, les autres conjonctivo-musculaires et souvent agencés en brides mésentériques.

La figure 55, de la planche IX, représente une coupe longitudinale, médiane et verticale, d'une Actinotroque entière. Ce dessin a pour principal objet de montrer en leur place et en leur entier tous les organes importants. Il complète les coupes précédentes, et il les raccorde les unes les autres, en permettant par surcroît de les repérer. Il fournit encore quelques indications supplémentaires, touchant aux relations des parties. La forme et la situation de la poche métasomique y sont nettement signalées. Toute description

détaillée est ici inutile, car elle se bornerait à reprendre des notions déjà connues ; l'examen de la figure suffit. Je tiens pourtant à mentionner la structure de l'épithélium ectodermique, dans la région postérieure du corps, entre la couronne vibratile et l'anus. Cette assise est plus mince, en ce point, que partout ailleurs. Elle se réduit à une lame des moins épaisses, à laquelle s'attachent quelques brides mésentériques; mais elle est complète et ne se perce point d'ouvertures.

III. Reconstitution des organes d'après la forme extérieure, les coupes réelles, et les coupes optiques. — La paroi du corps, chez l'Actinotroque parvenue à son état définitif, comprend deux couches : l'ectoderme en dehors, la somatopleure en dedans. Le premier consiste en une assise épithéliale simple. Il s'amincit progressivement depuis les phases jeunes, sauf dans les zones vibratiles, qui ne changent point. La somatopleure est continue ; elle revient à une lame endothéliale complète. Il n'est d'exception, à cet égard, que pour la région postérieure du corps, où ses éléments demeurent espacés.

Les tentacules ont la même structure que dans les états moins avancés ; leur forme seule s'est modifiée quelque peu, car ils sont aplatis sur trois faces, non plus sur une seule. La poche métasomique, en revanche, a fortement changé d'allure. Sa paroi consiste toujours en un épithélium de provenance ectodermique, doublé par une somatopleure continue, mais ses dimensions se sont accrues. Tout en conservant la même largeur, et se plissant pour tenir dans l'espace à elle réservé, elle s'allonge par son sommet interne, opposé à la base adhérente et munie de l'orifice extérieur. Elle arrive ainsi, grâce à cette extension, jusqu'à la hauteur des brides mésentériques postérieures, qui s'attachent au rectum et à la paroi du corps ; ne pouvant aller plus loin dans ce sens, elle se recourbe sur elle-même en passant sur le côté de l'entéron, d'habitude le gauche, et remontant au-dessus de ce

dernier. Elle continue à s'étendre encore dans cette nouvelle position, mais en sens inverse, son sommet partant de la région postérieure pour se diriger vers l'avant. Elle grandit ainsi jusqu'au moment où ce sommet dorsal parvient à la hauteur de l'orifice métasomique, ou peu s'en faut. Elle en est alors à sa période d'état, et demeure dans ses dimensions présentes; la métamorphose dernière, qui transforme l'Actinotroque en Phoronis, ne va pas tarder à s'accomplir. Plissée sur elle-même, et courbée en deux, sa longueur, si on la suppose étalée, égale presque celle du corps larvaire; sa largeur tient presque le milieu entre le plus grand et le plus petit des diamètres transversaux de la larve. Sa cavité est entière, nullement subdivisée; elle communique avec le dehors par l'orifice métasomique. Cette poche est libre dans le cœlome ; elle s'entoure seulement de cellules embryonnaires; aucune bride mésentérique ne s'attache à elle pour la fixer, soit à la paroi du corps, soit à celle de l'entéron.

Le système nerveux n'a point changé depuis les phases plus jeunes. Il consiste en un fin et lâche réseau de fibrilles sous-ectodermiques. Il possède deux centres : la plaque céphalique, munie de substance fibrillaire ; la plaque médullaire, bornée à une assise épithéliale. Les principales modifications, subies par l'entéron, portent sur le diverticule ventral ; les cellules de ce dernier deviennent vacuolaires en entier, et se remplissent de granules d'une teinte jaune brunâtre. L'osophage et l'entéron lui-même, ciliés tous deux, conservent la même allure que précédemment. Le rectum s'allonge quelque peu, et tantôt s'incurve simplement, tantôt décrit deux courbures de sens opposés en se ployant comme une S. La région antérieure de l'entéron produit, sur sa ligne médio-dorsale, aux dépens de son endoderme, un cordon long et épais, formé de petites cellules, qui donnera pendant la métamorphose, et après elle, la branche intestinale afférente du *Phoronis*.

Le cœlome subit quelques transformations, entraînées

par l'évolution du mésoderme qu'il contient. Les éléments de ce feuillet produisent une somatopleure et une splanchnopleure complètes. Chacune est constituée par une lame de cellules endothéliales, très plates, bombées seulement à la hauteur des noyaux. La première recouvre l'ectoderme de la paroi du corps et de la poche métasomique ; elle est discontinue, pourtant, dans la région postérieure de la larve. La seconde entoure la paroi de l'appareil digestif. Outre ces deux lames d'endothélium, le mésoderme se compose encore d'éléments nombreux, disséminés dans le cœlome. Les uns, répandus partout, abondent de préférence dans la région postérieure du corps, autour de la poche métasomique ; ils conservent l'état embryonnaire et se multiplient activement. Les autres, convertis en fibres conjonctivo-musculaires, rayonnent autour des viscères, s'attachent à la paroi du corps, et permettent à la larve de contracter ses diverses parties. Souvent, au lieu de rester isolés et indépendants comme dans les phases plus jeunes, ils s'associent à plusieurs pour composer des brides mésentériques. Celles-ci ne forment point des membranes régulières, ni vastes, ni complètes ; la conformation mésenchymateuse se conserve encore ; elles se dirigent sans aucune régularité, et traversent la cavité cœlomique dans tous les sens. Les zones les plus contractiles sont : la bouche, l'œsophage, le rectum. Dans ce dernier endroit les cellules conjonctivo-musculaires, isolées ou associées, rayonnent autour de la part antérieure du rectum, et vont attacher leur sommet aux divers points de la paroi du corps compris entre le commencement de la couronne vibratile postérieure et l'anus. La petitesse de cette région, leur irradiation commune autour du rectum, leur procurent une allure assez régulière et presque constante chez toutes les larves ; elles servent à mouvoir la zone anale et n'ont point d'autre rôle. Il ne faut pas leur accorder une importance qui leur manque, soit en les prenant pour autre chose que des éléments contractiles, soit en considérant leur disposition mutuelle

comme l'expression d'une régularité qui fait ici défaut.

Quelques trajets vasculaires s'établissent dans le cœlome. Plusieurs cellules conjonctivo-musculaires se juxtaposent pour les produire ; elles s'agencent de manière à limiter sur une certaine longueur un canal circulaire. Vers les deux bouts de ces conduits, elles se relient aux autres éléments similaires et irréguliers qui traversent la cavité cœlomique. Quelques-uns de ces trajets se façonnent dans le cœlome même : ce sont les plus petits et les plus courts. Le plus important se dispose au-dessous de l'entéron, sur la ligne médio-ventrale, en avant de l'orifice métasomique. Il constitue une ébauche de vaisseau ventral. Il renferme des globules nucléés, qui ne sont autres que des éléments mésodermiques embryonnaires, pris dans sa cavité.

Les néphridies de l'Actinotroque achevée ressemblent à celles de la larve plus jeune. Elles sont plus volumineuses cependant. Elles contiennent souvent des dépôts pigmentaires, semblables à ceux des tentacules.

IV. Résumé et critique des observations. — *En résumé*, l'Actinotroque, pour parvenir à son état complet, augmente le nombre de ses tentacules, et le pousse jusqu'au chiffre douze. Elle amplifie son lobe préoral et son vestibule. Elle accentue sa couronne vibratile postérieure. Elle allonge sa poche métasomique, et la fait se courber sur elle-même, dans la cavité postérieure de son corps. Son système nerveux ne se modifie pas davantage. Son appareil digestif, tout en conservant la même allure, produit, sur une partie de la face dorsale de son entéron, un bourrelet longitudinal, qui donnera l'intestin efférent du *Phoronis*. Les cellules du diverticule ventral subissent en entier la modification vacuolaire. La somatopleure et la splanchnopleure deviennent continues, sauf dans la région postérieure de l'économie. Une ébauche de vaisseau ventral se délimite au-dessous de l'entéron, en avant de la poche métasomique.

Critique. — Les auteurs qui ont décrit l'Actinotroque, l'ont surtout examinée à cet état d'achèvement. Leurs descriptions s'appliquent, de préférence, à la forme extérieure, ou à quelques particularités de la grosse organisation interne. Seul Masterman, le plus récent, a publié un mémoire complet, qui dépasse de beaucoup les travaux de ses devanciers, par l'importance des observations, comme par celle des déductions qu'il en tire. Il a étudié à la fois l'anatomie et l'histologie de la larve, et il en a donné une monographie parfaite. Mais il s'arrête à l'Actinotroque achevée, et ne la dépasse pas, ni en avant ni en arrière. Il n'a point suivi les phases de la préparation, ni celles de la métamorphose. Il prend la larve en elle-même lorsqu'elle est terminée, sans se préoccuper de son commencement, ni de sa fin. Ce défaut l'a conduit à des assertions erronées, à des exagérations, qu'il aurait sûrement évitées, s'il s'était conformé à la bonne méthode de l'embryologie : acquérir autant que possible la connaissance de tous les états successifs, du premier au dernier. Son travail mérite une analyse détaillée, point par point. Elle est nécessaire pour discuter, dans la seconde partie de ce mémoire, ses opinions relatives aux affinités zoologiques de l'Actinotroque et du Phoronis. Nous nous accordons, en effet, sur le point ultime : les ressemblances de l'Actinotroque avec les jeunes phases embryonnaires des Cordés. Mais nous différons grandement sur la manière de comprendre ces homologies.

M. Masterman a étudié des Actinotroques prises dans la baie de Saint-Andrews. Il considère leur corps comme formé de trois parties : un lobe préoral, un collier, et un tronc. Il comprend le lobe préoral comme je le fais moi-même. Le collier équivaut, d'après lui, à la région située entre la base du lobe préoral et la ligne d'insertion des tentacules ; le tronc n'est autre que la zone placée en arrière de cette ligne. Comme celle-ci est oblique, l'union du collier et du tronc se fait suivant un plan également oblique, non pas transversal. Je ne puis accepter une telle manière de comprendre

les choses. La larve très jeune, encore attachée aux tentacules de son générateur, montre bien, au moment où elle produit son lobe préoral et à cause de cette formation, une division de son corps en trois parties ; mais cette disposition s'efface ensuite. L'Actinotroque libre n'a qu'un tronc d'une seule venue, et c'est aller plus loin que la nature d'y trouver par surcroît un collier. M. Masterman, en cela, est entraîné par l'idée préconçue d'établir une grande ressemblance, même dans l'aspect extérieur, entre l'Actinotroque et le Balanoglosse. Rien de pareil n'existe dans la réalité. En outre, sauf dans un seul de ses dessins, l'auteur anglais présente le lobe préoral comme une languette qui prolongerait le corps en avant, telle la trompe du Balanoglosse. Cet aspect est exact, mais il arrive par accident, par contraction momentanée. Dans l'état normal et habituel, ce lobe a l'allure d'un capuchon qui coiffe et recouvre l'extrémité antérieure du tronc.

Je fais aussi des réserves au sujet du revêtement vibratile. Contrairement à l'avis de Masterman, je ne vois pas qu'il consiste surtout en trois couronnes, cerclant le corps transversalement ou obliquement. Les bords du lobe préoral ne peuvent compter pour une de ces couronnes, car leur tapis vibratile n'est pas mieux formé que celui du vestibule entier, dont il n'est qu'un prolongement. Les tentacules, de leur côté, ne composent guère une vraie couronne ; ils correspondent à des mamelons élevés sur la paroi du corps, formés à ses dépens, et couverts de cils, non pas à une vraie bande annulaire ; leurs relations avec la couronne orale de la larve jeune ne sont pas très précises. La larve Actinotroque n'a vraiment que deux de ces appareils : la couronne orale, présente dans ses jeunes phases, et peu à peu diminuée pendant que les tentacules grandissent ; la couronne anale, d'apparition tardive.

En tant que système nerveux, je n'ai jamais vu, dans toutes mes recherches, autre chose que les parties suivantes : un réseau sous-ectodermique, une plaque céphalique pourvue

de substance fibrillaire, et une plaque médullaire réduite à son assise épithéliale. Or, M. Masterman décrit un système de beaucoup plus compliqué. Il signale également un réseau sous-ectodermique, mais il décrit en surplus : un ganglion dorsal, placé dans la zone de jonction du lobe préoral et du soi-disant collier, ayant en son milieu une involution ectodermique munie d'un neuropore ; une bande nerveuse longitudinale, médiane et dorsale, partant de ce ganglion, pour aller dans la région postérieure du corps ; une bande similaire ventrale, mais bornée au tronc ; une autre bande qui parcourt le bord du lobe préoral, en partant du ganglion, et qui envoie des nerfs dans la paroi du lobe ; une bande qui suit la ligne d'insertion des tentacules, commence sur le ganglion dorsal, et se joint à l'extrémité antérieure de la bande longitudinale ventrale ; enfin, une dernière bande placée sous la couronne vibratile anale. L'auteur ne dit rien de la plaque médullaire ; il prend la plaque céphalique pour un appareil sensoriel. Malgré ces éliminations, il donne encore à l'Actinotroque un système nerveux bien complexe pour un animal aussi simple. J'ignore comment Masterman a procédé pour trouver une semblable structure, car il ne le dit pas. Pour moi, en employant les méthodes que j'ai indiquées dans les premières pages de ce mémoire, je n'ai rien observé de tel. Je ne puis, par suite, que signaler cette contradiction flagrante entre les résultats de Masterman et les miens, sans prétendre l'expliquer. Il n'est qu'un point dont la raison me paraît sûre. J'ai vu, parfois, le ganglion dorsal, avec sa courte involution ectodermique et son neuropore ; c'était sur des Actinotroques contractées, dont le lobe préoral se relevait quelque peu en avant, à la suite des traitements par les réactifs fixateurs. Un pli se dessine alors sur la face dorsale du corps, à la base du lobe ; les coupes longitudinales y montrent l'ectoderme déprimé et épaissi. Mais c'est là un phénomène accidentel ; les Actinotroques entières, conservées dans leur allure normale, ne le présentent point.

Ce ganglion si curieux n'est qu'un résultat de préparation défectueuse. On ne doit pas le considérer comme faisant partie de l'organisation normale.

Des oppositions d'une égale valeur se rencontrent encore au sujet du tube digestif. Masterman signale la présence, autour de la bouche de la larve, de quatre sillons ciliés : deux transverses, deux obliques en arrière et en haut. Il les considère comme assumant une fonction de fentes branchiales. Les dispositions m'ont paru fort différentes. Je n'ai point vu les sillons obliques. Les transverses correspondent, selon moi, aux rainures délimitées par l'insertion sur le corps des bords du lobe préoral. En tous cas, les uns et les autres, simples gouttières ectodermiques, ne doivent pas être assimilés, même par le rôle, à des fentes branchiales. En revanche, l'auteur anglais ne dit rien de la gouttière médullaire, et n'a pas saisi la forme ni l'emploi du vestibule.

Masterman décrit encore, sous le nom de *glande subneurale*, une petite poche ectodermique, contiguë à la bouche, et dont le fond remonte vers le supposé ganglion dorsal. C'est encore là un défaut de préparation, occasionné comme celui du ganglion du reste, par le relèvement accidentel du lobe préoral sur des Actinotroques contractées. Cette poche n'existe point chez les larves ayant conservé leur allure normale. Pas plus que le ganglion qu'elle accompagne, elle ne répond à une disposition réelle.

Le naturaliste anglais a observé deux diverticules de l'entéron, au lieu d'un seul. Ces deux expansions sont, d'après lui, plutôt latérales que ventrales ; il les désigne par le terme *notocorde*. Les Actinotroques que j'ai étudiées ne possèdent, comme je l'ai indiqué, qu'une seule de ces poches, exactement médiane et ventrale. Par contre, si nous différons au sujet du nombre, nous nous accordons sur la structure des parois, et sur l'interprétation qu'il convient d'en faire. Le nom donné à ces organes par Masterman est suffisamment explicite sur ce dernier chef. Sur le

premier, il a suivi, comme moi, la remarquable modification vacuolaire.

L'opposition reprend au sujet de la cavité cœlomique. Selon Masterman, cette dernière est divisée, par des lames mésentériques, en trois parties distinctes ; l'une préorale, la deuxième dans le collier, la troisième dans le tronc. Par surcroît, un mésentère longitudinal et dorsal scinde la deuxième en deux moitiés symétriques ; et un mésentère ventral agit de même dans la troisième. En outre, chacune de ces parties s'ouvre directement au dehors par l'entremise d'une paire d'orifices ; ceux du lobe préoral sont voisins du soi-disant ganglion nerveux ; ceux du collier sont situés sur les côtés de l'orifice métasomique ; enfin, ceux du tronc sont percés à côté de l'anus. Mais la complexité ne s'arrête point là. Masterman trouve encore un système circulatoire fort développé, dont les principaux canaux sont : deux sinus longitudinaux, l'un dorsal et l'autre ventral, qui longent l'entéron ; une poche vasculaire, placée derrière le ganglion nerveux et la glande subneurale, unie au précédent sinus dorsal ; trois sinus annulaires, ou obliques, qui cerclent le tube digestif en se reliant aux sinus longitudinaux, l'un au niveau de l'œsophage, l'autre à celui de l'entéron, le dernier dans la zone d'union de l'entéron et du rectum.

Ici comme au sujet du système nerveux, je ne puis rien dire, sinon que je n'ai vu aucune disposition semblable, et que cette structure me semble bien compliquée pour une larve. Mes recherches m'ont toujours montré le cœlome continu ; il existe des brides mésentériques, mais non pas des lames complètes. Je n'ai jamais, sur des larves normales, soit examinées en entier, soit coupées, rencontré d'orifices mettant la cavité cœlomique en communication directe avec le dehors. J'ai observé un vaisseau ventral, et quelques ébauches de trajets vasculaires façonnées dans le cœlome ; mais je n'ai pas eu l'occasion de voir, comme organisation d'habitude, un système circulatoire aussi complexe. Ici encore, il me faut signaler la différence des résultats, sans

chercher à lui donner une explication plausible : je n'en vois point. Tout ce que je puis indiquer, c'est que des orifices semblent exister, parfois, autour de l'anus, dans cette zone où l'ectoderme est très mince ; mais un examen approfondi, poursuivi sur un grand nombre de larves, dénote l'intégrité de cette membrane ectodermique, malgré sa faible épaisseur, et sa réelle privation d'ouvertures. Par contre, nous sommes d'accord, Masterman et moi, sur la composition de la somatopleure, de la splanchnopleure, et des éléments conjonctivo-musculaires.

Une dernière contradiction entre nous se manifeste au sujet des néphridies. Je trouve ces organes dans deux groupes cellulaires qui s'attachent à la paroi du corps, vers la région antérieure du tronc, au niveau de l'œsophage. Masterman les voit dans deux appareils ventraux, situés un peu en avant de l'orifice métasomique ; chacun consiste en une masse que parcourt un canal, ouvert au dehors par un bout, ramifié de l'autre en plusieurs branches qui débouchent dans le cœlome. L'orifice extérieur n'est autre que celui mettant en communication, d'après l'auteur, la cavité cœlomique du collier avec l'extérieur. Je n'ai point observé, dans cette région, sur mes larves, de tels organes ; ils leur font défaut.

Je me suis attaché surtout à discuter les travaux de Masterman, en passant sous silence ceux de ses devanciers. Ils sont, en effet, les plus complets de beaucoup ; ils résument ces derniers et les étendent. Or, les auteurs anciens ont bien commis quelques erreurs, soit en se bornant à examiner imparfaitement des larves entières, soit en examinant des coupes menées au hasard, mais aucun n'a poussé aussi loin que Masterman le souci de prendre le moindre menu fait, accidentel ou non, comme exprimant une structure normale et constante. Le résultat en a été de donner à l'Actinotroque une organisation des plus compliquées. Aucune autre larve de Ver, à une phase équivalente, n'en possède de semblable. Mes recherches me conduisent à affirmer qu'il n'en est pas ainsi.

Cependant, je le reconnais volontiers, l'étude faite par Masterman est consciencieuse. L'auteur s'est sûrement efforcé de bien voir et de tout rechercher. Il a commis, à mon sens, quelques erreurs de méthode. Il s'est trop laissé entraîner par son désir de comparer l'Actinotroque aux Bryozoaires Ptérobranches, et aux Entéropneustes ; il a examiné la larve accomplie, en omettant de suivre les phases de sa formation ; il n'a pas assez tenu compte des accidents de préparation, des contractions et des déchirures inopinées, inévitables pourtant chez des êtres aussi fragiles ; il a systématisé et régularisé des dispositions encore peu définies. Mais son travail n'en est pas moins l'un des meilleurs qui ait été publié sur les Phoronidiens. L'opposition entre ses recherches et les miennes n'a pas seulement les causes que je viens de signaler ; il en est une autre selon toutes probabilités, autant qu'il m'est permis d'en juger d'après les travaux de Masterman et ceux de ses devanciers. Les Actinotroques de la mer du Nord et de ses voisines ne ressemblent pas à celles de la Méditerranée. Elles sont plus grandes ; leurs tentacules sont plus abondants ; les diverticules entériques à cellules vacuolaires paraissent être vraiment au nombre de deux. Peut-être la structure des organes est-elle aussi quelque peu plus complexe. Je ne crois pas qu'elle aille en ce sens jusqu'à se trouver conforme aux descriptions de Masterman. Mes critiques au sujet du ganglion dorsal, de la glande subneurale, et des pores cœlomiques, le démontrent d'une façon suffisante. Mais elle présente peut-être plusieurs dispositions dont les larves méditerranéennes sont privées. En tous cas, c'est à des études ultérieures, faites sur des Actinotroques septentrionales, qu'il appartiendra de trancher et de conclure en cette matière.

CHAPITRE III

MÉTAMORPHOSE DE LA LARVE ACTINOTROQUE

§ 1er. — Métamorphose de l'Actinotroque en un jeune Phoronis.

I. Étude des changements de la forme extérieure (fig. de la Pl. V). — Ces changements sont considérables. La métamorphose de l'Actinotroque est une des plus complètes qui soient, et des plus remarquables. Pourtant elle dure peu, du moins en ce qui concerne les modifications de la forme extérieure, car ses phénomènes intimes d'histolyse et d'histogénèse se prolongent après son achèvement, et existent encore chez le jeune Phoronis. Elle s'accomplit en un laps de temps fort court, qui varie, suivant les individus, de dix minutes à une demi-heure. Rarement il dépasse ce dernier terme.

Pendant sa métamorphose, la larve se laisse couler d'habitude. Elle cesse de nager, tombe sur un support quelconque, et se modifie. J'ai rarement pêché des Actinotroques libres, commençant à présenter ces changements ultimes. Le plus souvent, mes observations ont porté sur des larves prises avec leur allure normale, conservées dans des cristallisoirs remplis d'eau de mer, et y subissant leurs transformations. Certaines circonstances hâtent la métamorphose; toutes ont pour action de diminuer la vitalité des individus. Ainsi, en prélevant sur un lot d'Actinotroques semblables, un certain nombre d'exemplaires que l'on place dans une minime quantité d'eau, ceux-ci se modifient plus rapidement que leurs congénères laissés dans un espace plus vaste. Le même résultat a lieu lorsqu'on ajoute à l'eau de mer une substance qui altère la résistance vitale des larves sans les tuer, par exemple un peu d'une faible solution de bleu de méthylène. L'Actinotroque achevée arrive à une

sorte d'époque critique. Sa métamorphose est imminente, toute préparée ; mais elle ne s'accomplit pas forcément, par le seul fait de sa possibilité. Certaines conditions la retardent : si la larve est entraînée en haute mer dans de l'eau pure et oxygénée ; si aucun support ne se présente ; si l'animal est maintenu en suspension dans son milieu. D'autres circonstances la hâtent et la facilitent : si la larve se trouve dans une eau basse, immobile, où des débris, des algues, lui donnent aisément de quoi se fixer, où l'oxygénation est moins active. Sûrement, bien que des expériences directes soient impossibles sur ce sujet, je crois qu'il est permis de penser, d'après mes observations, à une variabilité assez grande. Les larves d'une même ponte, d'un même âge, parvenues au même degré, se modifient et se métamorphosent à des époques différentes, suivant les conditions du milieu. Je ne pense pas que l'opposition soit considérable. Les Actinotroques, fréquentes en mai dans la région de Cette, sont déjà rares en juin ; et certainement, à cause de la régularité des inversions de courants, la minorité seule est emportée au large. Mais elle doit s'étendre à plusieurs jours, et même à deux ou trois semaines.

La contractilité de la larve facilite la métamorphose. Appuyée et couchée sur son support, l'Actinotroque se tord dans tous les sens. Elle s'allonge ou se raccourcit, se plie à droite ou à gauche. Elle étale ou rabat son lobe préoral en capuchon. Elle allonge et étire son extrémité postérieure, munie de sa couronne vibratile. Par tous ces moyens, elle contribue à hâter l'évacuation de la poche métasomique. Elle presse sur le plasma de son cœlome, qui presse à son tour sur la paroi de la poche, et la fait alors se retrousser peu à peu en avançant au dehors.

Le premier phénomène de la métamorphose consiste en la sortie de la poche métasomique. Celle-ci, dans l'Actinotroque achevée, revient à un sac interne, largement ouvert au dehors, sur la face ventrale du corps, par l'orifice métasomique. Il se retrousse à partir de cet orifice, et il s'éva-

gine progressivement à l'extérieur. Les premières portions émises sont celles qui avoisinent l'orifice ; les dernières, celles du sommet enfoncé dans la larve. En agissant ainsi, il revient sur lui-même ; il rend externe ce qui était interne dans sa paroi, et réciproquement. Sa cavité propre disparaît à mesure, en se confondant avec l'espace environnant. En revanche, une nouvelle cavité se creuse dans son intérieur, et grandit peu à peu ; celle-ci dérive du cœlome larvaire. Tout se passe comme dans un sac que l'on retrousserait en entier, en commençant par les bords. La paroi demeure, mais elle porte en dedans ce qui était en dehors, et en dehors ce qui était en dedans. La cavité ancienne s'annihile, mais une nouvelle cavité interne prend naissance. L'allure de sac est conservée, sauf le changement de relation des parties entre elles, et avec l'espace ambiant.

La poche métasomique de l'Actinotroque est établie à la manière d'un sac interne, soudé à la face ventrale du corps. L'évagination accomplie, elle a encore l'aspect d'un sac attaché à la même face, mais elle est extérieure. L'orifice métasomique a disparu, avec la cavité de la poche. La nouvelle cavité de cette dernière est une volumineuse dépendance du cœlome de la larve. La paroi comportait un ectoderme et une somatopleure ; le premier interne et limitant la cavité de la poche ; la seconde externe et baignée par le plasma cœlomique. L'ectoderme et la somatopleure existent encore ; seulement leurs rapports sont inverses. Le premier est devenu extérieur ; il forme la surface du sac dévaginé et se trouve entouré par l'eau de la mer. La seconde est intérieure ; elle limite la nouvelle cavité de la poche, qui est une expansion cœlomique. La situation des feuillets est ainsi ramenée à la normale ; elle ressemble à celle qui existe dans les autres parties du corps de la larve.

Au moment où l'évagination commence, l'Actinotroque garde son allure normale ; parfois, elle essaie de nager encore, pour bientôt se laisser retomber. Elle porte seulement, en surplus, sur sa face ventrale, immédiatement en

arrière de la couronne des tentacules, un appendice volumineux. Celui-ci n'est autre que la première zone évaginée de la poche métasomique, celle qui avoisine directement l'orifice. Cet appendice grandit rapidement ; il s'allonge et s'élargit. La poche, aplatie et plissée dans le corps de la larve, s'étale et s'arrondit lorsqu'elle arrive au-dessous. Elle a l'aspect d'une hernie gigantesque, cylindrique, qui s'accroît sans cesse jusqu'au moment où son sommet parvient à l'extérieur. Le retroussement est alors terminé.

Pendant que cette expulsion s'effectue, le corps de la larve subit des transformations remarquables, intéressantes à la fois par leur propre nature, comme par leur brève durée. Le lobe préoral se ratatine ; il diminue de dimensions, et il frange sa surface. La même modification atteint la région comprise entre sa base et la couronne des tentacules. Ceux-ci subissent aussi des changements analogues. De plus, à la base de chacun d'eux se produit une saillie, donnée par la paroi du corps, qui augmente, grandit en hauteur, et devient un tentacule nouveau, plus court que son prédécesseur et voisin. La zone postérieure du corps s'étire le plus possible, notamment les parties voisines de l'anus ; la couronne vibratile remonte en avant, et se rapproche de la couronne tentaculaire, pendant que la région anale s'étend en un gros lobe conique. L'aspect offert par l'Actinotroque à ce moment décèle la coexistence de deux phénomènes : le ratatinement du corps, au fur et à mesure de l'expulsion de la poche métasomique ; et, comme conséquence, une pression exercée sur le plasma cœlomique, qui distend les parties encore normales, et notamment la zone voisine de l'orifice anal.

Les deux sortes de modifications s'accomplissent à la fois. La poche métasomique continue à s'évaginer, à se retrousser en s'étalant au dehors, jusqu'au moment où elle est sortie tout entière. Elle constitue, dès lors, un sac de forte taille, à la paroi complète. Si le corps de la larve persistait, ce sac aurait l'aspect d'un lobe volumineux, cylin-

drique, suspendu à la face ventrale de l'individu et planté sur lui. Étant donnée la direction suivie pendant l'émission, son grand axe est perpendiculaire ou faiblement oblique à celui de l'Actinotroque. Mais il n'en est pas ainsi. A mesure que l'évagination s'achève, le lobe préoral, déjà très réduit, se détache brusquement du corps, au niveau de sa base d'attache. Les tentacules de l'Actinotroque agissent de même ; les nouveaux restent seuls, fort courts encore. La région comprise entre le lobe préoral et les tentacules se trouve ainsi mise à nu ; elle persiste, mais elle se ratatine et s'infléchit, de manière à former un entonnoir, que les tentacules nouveaux entourent sur ses bords. La bouche persiste dans sa situation première et se trouve reportée au fond de cet entonnoir. Enfin la zone postérieure du corps cesse de se distendre ; elle diminue peu à peu, perd toute forme régulière, et finit par se restreindre, par devenir une petite masse irrégulière, qui reste attachée au commencement de la poche métasomique dévaginée, au-dessous de la nouvelle couronne tentaculaire.

En somme, dans cette singulière transformation, le corps de l'Actinotroque disparaît en entier, ou peu s'en faut. Il ne reste de lui que la poche métasomique évaginée, et les tentacules d'apparition récente. Les autres parties externes se sont ratatinées d'abord, et beaucoup se sont détachées ensuite, leur dégénérescence étant accomplie. Les cicatrices de leur chute disparaissent rapidement, car l'ectoderme se reforme en hâte au-dessous. L'individu se borne à la poche ; c'est elle qui compose désormais la paroi extérieure du corps, et qui contient les organes internes. L'Actinotroque est métamorphosée en *Phoronis*.

Le corps du *Phoronis* est ainsi donné par la poche métasomique, seule, de l'Actinotroque. A cette date de son évolution, il est cylindrique, plus épais en bas qu'en haut, environ quatre fois plus long que large. Son volume est à peu près celui de l'Actinotroque dont il provient. Les différences me semblent des plus minimes ; il est plus allongé, mais

aussi plus étroit. Il mesure, en moyenne, un millimètre et demi de longueur. Son extrémité inférieure est fermée, arrondie. Son extrémité supérieure, bordée par la couronne des tentacules nouveaux, est d'abord oblique, à cause de la direction de ses appendices, sur le corps de la larve, puis franchement transversale ; la bouche est ouverte en son centre. Le lobe préoral et les anciens tentacules, entraînés par les mouvements des cils vibratiles qui recouvrent ce bord supérieur, pénètrent parfois dans l'orifice buccal, et entrent dans l'entéron où ils sont pris comme aliments. La zone postérieure ne se sépare point du corps actuel ; mais elle continue à diminuer et à disparaître progressivement.

II. Étude des coupes réelles. — Il est inutile de décrire en détail la structure de toutes les coupes pratiquées sur des Actinotroques en métamorphose. Quelques-unes d'entre elles, faites sur une larve dont la poche métasomique est à moitié dévaginée, suffisent, dans cet exposé, pour montrer la nature des changements intimes.

La figure 75, de la planche XIII, représente une coupe transversale, passant quelque peu en avant de la poche métasomique. La paroi du corps limite la cavité cœlomique ; l'entéron est au centre. Ces diverses parties ont modifié leur organisation première. L'ectoderme de la paroi du corps s'est beaucoup aminci ; il consiste en une lame fort peu épaisse, contenant de petits noyaux. Sa largeur est plus grande, pourtant, sur les côtés et sur la face ventrale. Cela tient à la présence des tentacules et à celle de la plaque médullaire. Les bases des tentacules sont prises dans cette coupe ; elles forment de légères saillies dont l'épithélium ectodermique est assez élevé. De même, la plaque médullaire, avec son épithélium cylindrique, occupe, en cette région, la face ventrale du corps ; mais, dans son ensemble, l'ectoderme offre des traces évidentes d'une dégénérescence particulière accusée par son amincissement, et par la moindre netteté de ses cellules. Un phénomène identique frappe la

somatopleure. Au lieu d'être continue et complète, la plupart de ses éléments ont disparu. Il reste d'elle un petit nombre de cellules espacées, distribuées de façon irrégulière.

L'entéron montre une organisation nouvelle. Sa cavité, quoique plus étroite, reste simple; sa paroi, endoderme et splanchnopleure réunis, conserve son intégrité. Mais sa face dorsale porte une partie supplémentaire. Cette face s'infléchit quelque peu, de manière à avancer en bourrelet dans la cavité entérique, et à se creuser en gouttière vers la cavité cœlomique. Cette gouttière renferme la section transversale d'un petit canal légèrement aplati de haut en bas; la paroi de ce conduit consiste en un épithélium aux petites cellules cubiques, dont le protoplasme se colore avec difficulté. Ce canal occupe la place du cordon de prolifération situé, chez l'Actinotroque complète, sur la zone médio-dorsale de son entéron. Les coupes, pratiquées sur des larves moins avancées dans leur métamorphose, dénotent que le premier dérive du second. Le cordon se change en un conduit; il se creuse, suivant son axe, d'une cavité qui grandit en refoulant les cellules autour d'elle, et en se constituant une paroi par leur moyen. Les coupes longitudinales, faites sur des larves parvenues à la présente phase, conduisent au même résultat, car elles laissent voir le cordon de prolifération conservé dans son allure générale, mais creusé de place en place par la cavité qui le transforme en un conduit. Les larves plus avancées et presque converties en Phoronis indiquent davantage : ce canal, ainsi produit aux dépens d'un cordon donné par la prolifération dorsale de l'endoderme entérique, devient l'intestin efférent, c'est-à-dire la branche intestinale qui va, chez l'adulte, de la région postérieure du corps jusqu'à l'orifice anal.

La cavité cœlomique et le mésoderme offrent aussi des modifications importantes. Le plasma du cœlome est liquide; les éléments mésodermiques libres y diffluent facilement, emportés dans toutes les directions suivant les contractions de la larve. Les édifications cellulaires, petites ébauches

vasculaires, brides mésentériques, disparaissent pour la plupart. En revanche, les cellules mésodermiques embryonnaires et libres sont plus nombreuses qu'elles n'étaient dans l'Actinotroque complète et non métamorphosée. Leur augmentation numérique vient de leur propre multiplication, mais aussi de l'appoint fourni par les éléments de la somatopleure. Ceux-ci, tout en s'appliquant autrefois contre l'ectoderme pour le doubler, ne se différenciaient point, et conservaient le caractère embryonnaire. Ils se désagrègent au moment de la métamorphose. Ils se détachent de la paroi du corps sur la majeure part de son étendue. Ils tombent dans le plasma de la cavité cœlomique, et s'y mélangent aux éléments qui s'y trouvent déjà, semblables à eux du reste. La disparition des brides et des petits trajets vasculaires se fait aussi par dissociation. Seulement, certaines cellules ainsi rendues libres se disposent bien comme les autres éléments libres du mésoderme ; mais plusieurs, et notamment les cellules conjonctivo-musculaires, sont détruites par les éléments libres, qui les entourent et les absorbent en se comportant vis-à-vis d'eux à la manière de phagocytes.

En somme, les principaux appareils de la larve subissent des phénomènes évidents d'histolyse et d'histogenèse. L'histolyse atteint la somatopleure et les édifications cellulaires du cœlome. L'histogenèse porte sur le cordon entérique dorsal, qui donne l'intestin efférent.

Cependant, quelques brides mésentériques persistent encore, notamment vers les bases des tentacules. Elles ne tarderont pas à disparaître à leur tour, avec les appendices auxquels elles se rendent. L'histolyse n'est pourtant pas seule à se manifester dans le cœlome. L'histogenèse y produit également ses effets. Au-dessous de l'entéron, et sur la ligne médiane, l'ébauche du vaisseau ventral se régularise et se complète. De plus, sur la ligne médiane dorsale, une autre ébauche vasculaire prend naissance, qui entoure et contient dans sa cavité le canal de l'intestin efférent. Ces

deux conduits ont, sur la présente section, des parois entières, données par des cellules larges et très minces; ils correspondent à des portions du cœlome, endiguées et circonscrites par ces parois. Ils renferment des globules, tenus en suspension dans un plasma liquide. Ces globules équivalent à des éléments mésodermiques libres; ils ressemblent à leurs congénères des autres zones cœlomiques, mais ils offrent une légère coloration jaunâtre, qui manque à ces derniers.

Dans la figure 76, de la planche XIII, est dessinée, à un plus fort grossissement, la section transversale d'un tentacule, prise dans la coupe précédente. Quelques modifications s'y laissent remarquer, bien que l'aspect général n'ait pas changé depuis les phases antérieures. L'ectoderme s'est aminci, mais faiblement; des cellules ovalaires difficiles à colorer, semblables à des éléments pleins de mucus, y ont pris naissance. La cavité centrale du tentacule contient des cellules embryonnaires; la plupart ne se bornent point à s'accoler à la face profonde de l'ectoderme; elles pénètrent, par une de leurs extrémités, dans la substance de cette couche épithéliale. Sans doute, à en juger d'après ce fait, elles se comportent comme des phagocytes qui s'alimentent aux dépens de l'appendice soumis à une chute prochaine.

La figure 77, de la planche XIII, montre une coupe transversale du corps entier, passant par la poche métasomique en voie de dévagination. L'entéron ressemble à celui de la coupe précédente, sauf qu'il ne porte point, sur sa face dorsale, l'ébauche de l'intestin efférent; celle-ci ne s'est pas encore étendue à cette région. Les caractères du cœlome et des éléments mésodermiques montrent aussi une pareille similitude; mais les ébauches du vaisseau ventral et du dorsal font défaut. Ces rudiments vasculaires, comme celui de l'intestin efférent, occupent seulement la région antérieure du tronc; ils ne parviennent pas encore à la médiane. L'intérêt de cette coupe tient à l'opposition, sous le rapport de la structure, entre la paroi du corps larvaire et

celle de la poche métasomique. Celle-ci dérive de celle-là; toutes deux, avant la métamorphose, ont même organisation. Actuellement, la différence est grande. La paroi larvaire est dégénérée; elle consiste simplement en un ectoderme aminci; la somatopleure, dont les éléments se sont dissociés pour tomber dans le plasma cœlomique, a disparu. Par contre, non seulement la paroi de la poche conserve sa constitution primordiale, mais elle se perfectionne. Son ectoderme s'épaissit et se différencie; plusieurs de ses éléments se changent en cellules à mucus. La somatopleure garde son intégrité et sa continuité; aucune de ses composantes ne se dissocie. La raison d'une telle opposition vient de la divergence des fins. La paroi du corps larvaire est appelée à disparaître; elle dégénère auparavant. Ses éléments encore bien vivants (somatopleure) se séparent d'elle; les autres (ectoderme) diminuent le plus possible. La paroi de la poche métasomique est destinée à devenir celle du corps du *Phoronis*; elle demeure dans sa nature première, maintient tous ses éléments en place et les complique. L'intérêt d'une telle différence consiste, à la fois, dans sa constatation, et dans le fait qu'elle se montre avant le terme ultime, avant la chute de l'une des parties et la persistance définitive de l'autre.

La figure 78, de la planche XIII, est consacrée à une coupe transversale du corps larvaire, passant par la couronne vibratile postérieure et par le rectum. Cette région doit disparaître peu à peu, après s'être ratatinée. Elle montre, dès la phase présente, les symptômes évidents d'une dégénérescence compliquée d'histolyse. L'épithélium ectodermique de la couronne est presque aussi épais que précédemment; mais ses cellules ont perdu leur vitalité. Leurs noyaux se sont fragmentés, beaucoup des cils vibratiles ont tombé. La somatopleure s'est entièrement désagrégée. Les mêmes phénomènes atteignent la paroi du rectum. La cavité cœlomique contient des éléments mésodermiques libres. Plusieurs de ces derniers s'engagent dans la paroi

rectale et s'insinuent entre ses cellules: cet aspect permet de présumer qu'ils se comportent en phagocytes.

La figure 74, de la planche XIII, représente une coupe longitudinale, médiane et verticale, d'une Actinotroque en voie de métamorphose, parvenue à la même phase que celle des précédentes sections transversales. Cette coupe complète ces dernières, en permettant de les joindre les unes aux autres. Elle donne, en surplus, de nouveaux renseignements. Le lobe préoral diminue de dimensions; sa cavité cœlomique cesse d'être aussi vaste, et ses parois deviennent plus minces. Le système nerveux n'a pas changé. La principale modification du tube digestif touche à l'atrophie du rectum. Cet appareil se désorganise et se divise en deux parts, qui disparaissent peu à peu : l'une en rapport avec l'anus, l'autre encore attachée à l'entéron. L'histolyse et la phagocytose du rectum sont signalées dans l'étude de la coupe précédente. L'organe de la digestion ne communique avec l'extérieur, pendant la métamorphose, que par l'orifice buccal. Le cordon de prolifération endodermique, placé sur la face médio-dorsale de l'entéron, s'étend vers l'arrière; il pénètre, en avant, jusqu'au niveau de l'œsophage. La cavité de l'intestin efférent se creuse dans son intérieur par places; ses divers tronçons se joignent rapidement les uns aux autres. Le premier tiers de la poche métasomique est dévaginé; en conséquence, le sommet de cette poche a abandonné la région dorsale du corps, pour se mettre en entier sous l'entéron. A la suite de cette évagination, la cavité cœlomique pénètre dans l'intérieur de la poche, et y avance d'autant plus que le nouveau corps du *Phoronis* s'allonge davantage. Elle n'augmente pas cependant ses dimensions totales ; son agrandissement métasomique est compensé par sa diminution dans les parties larvaires qui se ratatinent. En somme, elle conserve, à peu de chose près, le même volume.

III. Reconstitution de la métamorphose (Diagrammes des

fig. 90 à 98, Pl. XVI). — Les descriptions des coupes réelles, données ci-dessus, suffisent pour faire comprendre les principaux changements entraînés par la métamorphose de l'Actinotroque en jeune *Phoronis*. Il est inutile d'en fournir d'autres. Ce serait allonger l'exposition sans grand profit. Le lecteur se représente aisément, d'après les notions acquises, mes observations sur des larves plus avancées dans leurs modifications. Il pourra reconstituer la métamorphose. L'Actinotroque passe, en ce moment de son existence, par un curieux état de pupe. Elle détruit ses organes de relation, et toute la partie extérieure de son corps, pour se changer en *Phoronis* avec l'aide de la poche métasomique dévaginée. Elle subit des phénomènes d'histolyse, suivis de près par d'autres phénomènes de reconstitution et d'histogenèse.

Le lobe préoral diminue, dès le début de la métamorphose. Il commence par restreindre ses dimensions; puis il se plisse et se frange. Il rapproche l'une de l'autre ses deux parois, de manière à rapetisser progressivement la cavité cœlomique qu'il contient. Finalement, il se détache du corps au niveau de son insertion sur le tronc. La plaie de la chute se cicatrise avec rapidité; l'ectoderme s'y reforme aux dépens des zones ectodermiques avoisinantes, qui s'engagent parfois sous la base du lobe avant qu'elle ne se sépare. La plaque céphalique est emportée dans cette disjonction. Par conséquent, le ganglion nerveux de l'adulte ne provient pas d'elle. La région comprise entre le lobe préoral et la couronne de tentacules diminue aussi; puis elle s'affaisse, en portant toujours vers son centre l'orifice buccal.

Les tentacules tombent en même temps que le lobe préoral. Leur épithélium se détache souvent par plaques. La cicatrisation est également fort rapide pour eux. Quelques minutes après leur chute, les nouveaux tentacules ne montrent, à leurs bases, aucune trace de l'ancienne présence de leurs devanciers. Le cercle vibratile postérieur commence par se rapprocher de la couronne tentaculaire, à la suite de

l'extension prise par la région péri-anale; puis, elle se détruit; son épithélium se morcelle par plaques. La zone péri-anale, après s'être étirée, se rabougrit à son tour. Elle demeure en place, tout en diminuant de volume. Elle persiste plus longtemps que les autres parties du corps larvaire; le jeune *Phoronis*, bien affirmé dans sa forme définitive, en montre encore des vestiges.

Le système nerveux de l'Actinotroque se détruit en entier, sauf le réseau sous-ectodermique du métasome. Non seulement la plaque céphalique tombe, entraînée par le lobe préoral; mais la plaque médullaire se désorganise, car la zone, où elle se trouve, diminue et dégénère en grande part. Cette plaque existe encore vers le milieu de la métamorphose; elle disparaît ensuite. Le centre nerveux du *Phoronis* adulte équivaut donc à une formation nouvelle, car il n'a aucune connexion génétique avec les deux centres nerveux de l'Actinotroque.

Le tube digestif subit des transformations considérables. Au moment de la chute du lobe préoral, et de l'affaissement de la région antérieure du tronc de la larve, l'œsophage se dresse en saillie au milieu de cette dernière. La bouche largement béante ne se ferme point. Cette région est entourée par les douze tentacules nouveaux, encore réduits à l'état de petits mamelons; ses dimensions sont de beaucoup plus restreintes que chez la larve non métamorphosée. Elle se déprime en entonnoir, car elle s'enfonce dans le corps; mais l'œsophage soulève sa zone centrale, et se coiffe d'elle en se dressant. Cette disposition résulte mécaniquement de la disparition du lobe préoral, de la faible résistance de cette région réduite à une mince lame ectodermique, et de la rigidité du canal œsophagien.

A l'autre bout de l'appareil digestif, l'anus se ferme, et disparaît, pendant que se rabougrit la partie postérieure du corps de l'Actinotroque. Il est, à cet égard, des variations individuelles; car l'orifice anal se comporte comme le rectum.

Pendant les premiers temps de l'évagination de la poche métasomique, l'entéron conserve son ancienne allure. Mais, au moment où la moitié du métasome est retroussée au dehors, il change d'aspect. Il s'infléchit sur lui-même, et se coude, de manière à faire pénétrer son angle rentrant dans la cavité cœlomique de la poche. Ceci se comprend d'après la disposition des parties; l'examen de la figure 74, planche XIII, laisse saisir ce phénomène. Lorsque la poche est encore plus étendue à l'extérieur que dans cette figure, son sommet cesse de se tenir au-dessous de l'entéron; il descend dans la poche pour achever de se retrousser. La partie supérieure du métasome adhère à ce qui reste du corps de la larve; sa cavité cœlomique béante est ouverte sous la face ventrale de l'entéron. En cet instant, la paroi du corps larvaire, en se ratatinant, presse sur le liquide cœlomique, qui presse à son tour sur l'entéron, et tend à le faire pénétrer dans la poche. Mais, à cause de sa grande longueur, l'entéron ne peut entrer d'une seule pièce; il se coude alors, au niveau du métasome, et commence par y introduire cet angle. Sa courbure devient de plus en plus prononcée. L'entéron est obligé, pour s'y prêter, de s'étirer, de s'allonger en se rétrécissant. Il tire sur le rectum, encore intact souvent; et celui-ci s'étend de la même manière. Le rectum, attaché aux bords de l'orifice anal, empêche, du reste, l'entéron de rentrer dans le métasome. Il se rompt bientôt. Alors, le bout postérieur de l'entéron glisse dans la poche métasomique presque dévaginée en entier, et il s'y étale jusqu'au fond. L'entéron larvaire a, dès lors, abandonné le corps de l'Actinotroque, très rabougri à ce moment; il s'étale dans le métasome devenu le corps définitif, et, sauf le rectum, n'a perdu aucune de ses parties.

L'instant où le rectum se détruit, pour permettre à l'entéron de s'engager dans sa nouvelle place, varie suivant les larves. Tantôt il est hâtif et tantôt tardif. Parfois il arrive lorsque l'évagination commence, et parfois lorsqu'elle approche de sa fin. Dans ce dernier cas, le plus fréquent,

le rectum, replié sur lui-même dans l'Actinotroque entière, se tend et devient rectiligne, car l'entéron coudé tire sur lui. Ces variations individuelles retentissent sur la date de la disparition de l'anus, et sur celle de la dégénérescence subie par la zone péri-anale.

L'entéron, dans sa nouvelle position, est différent, à plusieurs égards, de ce qu'il était autrefois. Il est plus long et plus étroit; s'étant étiré pendant son plissement, il demeure ainsi. Il parcourt de bout en bout, grâce à ce fait, le métasome dévaginé, bien que celui-ci soit plus allongé que le tronc de l'Actinotroque. Il est privé de rectum, ou ne garde de lui qu'un appendice postérieur, de dimensions restreintes. Il conserve son œsophage et son diverticule ventral; il ne les modifie qu'un peu plus tard, lorsque tous les changements de la forme extérieure sont achevés. Enfin, sa direction actuelle est perpendiculaire à celle qu'il avait. La poche métasomique, en se dévaginant, grandit dans une direction perpendiculaire à l'axe longitudinal du corps de l'Actinotroque, et il va forcément dans le même sens. L'orientation de l'économie a complètement changé; elle a varié de 90°.

L'entéron porte sur sa face médio-dorsale l'ébauche de l'intestin efférent. Lui-même correspond à l'ébauche de l'intestin afférent du *Phoronis*. Il bourgeonne et produit, aux dépens de sa paroi, un cordon cellulaire, d'abord massif, creux ensuite, qui deviendra la seconde part du tube digestif complet. Celle-ci, étant donné son mode de formation, est parallèle à la première qui l'a engendrée. Elle en précise et en marque la zone dorsale. La région péri-anale, tout en s'histolysant, se trouve placée de son côté. En reportant au *Phoronis* l'orientation de l'Actinotroque, l'intestin efférent est dorsal par rapport à l'afférent. Le cordon de prolifération, qui engendre cette branche intestinale dorsale, s'allonge rapidement après que l'entéron s'est étendu dans le métasome. Il se creuse, à mesure, de sa cavité centrale, et se change en un petit conduit con-

tinu, juxtaposé à l'entéron beaucoup plus volumineux que lui. Ses deux extrémités sont encore fermées. Son organisation ne s'achève qu'au moment où l'individu est converti en un jeune Phoronis.

Les néphridies conservent la même position et la même structure que précédemment. Seulement, elles s'affirment dans leur vraie nature. Chacune d'elles se creuse d'un petit canal, qui s'ouvre au dehors, un peu en arrière de leur extrémité antérieure. Pendant la métamorphose, elles s'accroissent quelque peu, suivant une direction prédominante, parallèle à l'axe principal du métasome ; elles deviennent allongées.

La cavité cœlomique perd d'un côté ce qu'elle gagne de l'autre. Elle contient de nombreux éléments mésodermiques libres, qui agissent comme phagocytes vis-à-vis des organes frappés de destruction. Elle s'étend dans le métasome ; mais elle diminue dans le corps de la larve. La plupart de ses brides mésentériques disparaissent. Des ébauches vasculaires, produites à ses dépens, se disposent et s'étendent sur la ligne médiane de la face dorsale et de la face ventrale de l'entéron. Ces vaisseaux, encore réduits à des poches peu étendues, contiennent des globules, qui commencent à se teinter de rouge.

IV. Mécanisme de la métamorphose. — Les faits décrits permettent de comprendre ce mécanisme, de connaître par quelle cause immédiate la poche métasomique se dévagine, entraînant l'entéron dans son intérieur. Il suffit de se rappeler les dispositions des parties. La poche entière est, chez l'Actinotroque, enfoncée dans le corps; elle y est libre de toute adhérence; elle est située dans la cavité cœlomique; sa base est soudée à la face ventrale de la paroi du corps, sur le pourtour de l'orifice métasomique qui fait communiquer son intérieur avec le dehors. Le cœlome est occupé par un plasma liquide, tenant en suspension des cellules nombreuses. La paroi du corps larvaire s'amincit, avant

l'évagination, sur la plus grande part de son étendue; elle perd en surface, diminue et se flétrit, avant que plusieurs de ses zones ne viennent à tomber. La dévagination accomplie, la masse totale du jeune Phoronis est sensiblement égale à celle de l'Actinotroque. Notamment le volume de la cavité cœlomique ne varie pas, ou change dans de faibles proportions.

Ceci étant, la cause immédiate de la métamorphose est facile à pressentir. Elle est due à la pression que la paroi du corps larvaire exerce, en diminuant ses dimensions, sur le plasma cœlomique. Cette pression se manifeste sûrement. Les appendices qui tombent, le lobe préoral surtout, commencent par se rapetisser avant de disparaître. La région antérieure du tronc se rabougrit fortement. La paroi du corps, en se restreignant ainsi, comprime le plasma du cœlome. Celui-ci, liquide, est incompressible. Peut-être une portion diffuse-t-elle vers l'extérieur, en traversant la membrane ectodermique; mais la rapidité de la métamorphose empêche cette part rejetée d'être trop grande. Aucun orifice n'existe, pour lui permettre de s'écouler directement au dehors. Une autre preuve de cette compression est fournie par l'aspect, dans les premiers temps des changements, de la région péri-anale. Celle-ci se boursoufle et s'étire, avant de dégénérer; elle force la couronne vibratile postérieure à se reporter en avant. Une telle extension ne se produirait pas, si une pression dirigée de dedans en dehors ne s'exerçait sur la mince lame ectodermique de cette zone.

Le plasma cœlomique est donc comprimé par la paroi du corps larvaire, en voie de dégénérescence et de diminution. La pression se distribue également dans tous les sens. Elle se borne à distendre ou à comprimer les parties fixes. Son effet est différent sur la poche métasomique, qui est libre, et ne tient à rien, sauf à la paroi du corps par sa base. Cette base est le seul point fixe de la poche. La pression s'exerçant sur elle a forcément pour résultat d'entraîner un déplacement. La base d'abord, puis les zones voi-

sines d'elle, sont progressivement repoussées de dedans en dehors, et retroussées à mesure, puisque la base adhère à la paroi du corps, et puisque cette union ne disparaît point. Peu à peu la poche entière s'évagine, grâce à cette pression. Finalement, elle est en entier rejetée au dehors.

La pression se fait sentir jusqu'au moment où la dévagination se termine. Ce phénomène accompli, le corps larvaire n'est plus représenté que par le petit amas cellulaire, donné par l'extrémité postérieure du tronc. Le plasma cœlomique de l'Actinotroque a passé, emportant ses cellules avec lui, dans la poche métasomique retroussée et devenue le corps définitif. Il y a, en ce qui le concerne, changement de situation. La compression exercée par la paroi larvaire le chasse dans le métasome; elle fait de lui l'agent qui force ce dernier à s'évaginer.

C'est également cette pression qui détermine le déplacement de l'entéron. Celui-ci en reçoit les effets, comme les autres parties de l'organisme. Il doit s'y prêter. Retenu par ses insertions, il débute par se couder. Puis son adhérence postérieure venant à disparaître, à la suite de l'histolyse du rectum, il glisse dans l'intérieur du métasome, et il s'y établit à demeure.

Les phénomènes principaux de la métamorphose, l'évagination du métasome, et le déplacement de l'entéron, ont ainsi une cause toute mécanique : la pression exercée sur eux par le plasma cœlomique, qui résulte à son tour de la diminution en surface des parois larvaires. Le corps de l'Actinotroque agit à la façon d'une vésicule à la paroi élastique et distendue, qui reviendrait sur elle-même en se plissant et se gaufrant. Mais ce n'est là qu'une cause immédiate. La cause réelle est ailleurs; elle réside dans l'organisation même de la larve.

Ces phénomènes ne sont pas impromptu. Leur préparation était faite d'avance. Si la paroi du corps revient ainsi sur elle-même, c'est parce qu'elle a perdu de sa vitalité. Sa somatopleure s'était détachée, son ectoderme aminci. La

métamorphose était assurée avant qu'elle ne commence. Elle devait s'accomplir, car tout se trouvait installé pour qu'elle se manifestât comme elle le fait. Sa cause initiale, essentielle, est dans les modifications que la larve subit auparavant. Ce sont elles qui entraînent, comme conséquences mécaniques, les changements qui transforment l'Actinotroque en Phoronis.

V. Résumé et critique des observations. — *Résumé.* — Après avoir nagé pendant quelque temps, l'Actinotroque subit sa métamorphose dernière, qui la convertit en jeune Phoronis. Elle se laisse couler, d'habitude; elle modifie sa forme extérieure, l'orientation de son corps et de ses organes. Elle passe par un état de pupe, pendant lequel se manifestent des phénomènes d'histolyse et d'histogenèse. Ces transformations, fort rapides, s'accomplissent en dix minutes à une demi-heure. L'histolyse et l'histogenèse se prolongent pourtant après les changements de l'aspect extérieur.

La poche métasomique se dévagine en entier; elle se retrousse au dehors, en commençant par sa base et finissant par son sommet. La paroi du corps de l'Actinotroque dégénère et diminue en dimensions; elle revient sur elle-même, se plisse et se frange. Le lobe préoral tombe après s'être ratatiné; les tentacules tombent aussi, après avoir produit vers leurs bases de nouveaux appendices semblables à eux. La région postérieure se boursoufle d'abord, puis elle se rabougrit comme les autres. Le corps de l'Actinotroque disparaît, en somme. Il ne reste de lui que la poche métasomique évaginée, qui demeure et constitue le corps du jeune Phoronis. Ce dernier, cylindrique, se termine en cul-de-sac par un bout; son autre extrémité porte la bouche de l'Actinotroque, conservée et entourée des tentacules nouveaux.

La plaque céphalique et la plaque médullaire se détruisent dans cette dégénérescence. L'entéron pénètre, en se coudant d'abord, puis redevenant droit, dans le métasome éva-

giné. Le rectum disparaît par histolyse d'une manière plus ou moins tardive. La face dorsale de l'entéron continue à bourgeonner, suivant sa longueur, un cordon cellulaire massif qui se convertit en un canal. Ce conduit est destiné à donner l'intestin efférent de l'adulte; l'entéron persiste comme intestin afférent.

L'ectoderme de la paroi du corps larvaire s'amincit avant de se détruire. La somatopleure se détache de lui; ses éléments tombent dans le plasma cœlomique rendu liquide. Ils s'y mélangent aux autres cellules mésodermiques. Ces éléments se multiplient; ils augmentent en nombre. Ils se comportent comme des phagocytes vis-à-vis de certains organes destinés à disparaître : le rectum, les brides mésentériques. Deux ébauches vasculaires, l'une dorsale, l'autre ventrale, s'accolent à l'entéron; elles contiennent des globules faiblement colorés. Ces ébauches équivalent à des espaces cœlomiques endigués; leurs globules correspondent à des éléments mésodermiques. Les deux néphridies grandissent et s'allongent; elles demeurent à leur place primitive. Chacune se creuse d'un petit canal qui s'ouvre au dehors.

Ces modifications déterminent la métamorphose par une conséquence toute mécanique. La paroi du corps larvaire dégénère; elle diminue progressivement en surface. Elle comprime le plasma cœlomique. Celui-ci presse sur la poche métasomique qu'il force à s'évaginer, et sur l'entéron qu'il oblige à pénétrer dans l'intérieur de cette poche.

Critique. — Plusieurs des premiers auteurs qui ont étudié l'Actinotroque, Krohn, Leuckart et Pagenstecher, A. Schneider, ont observé la transformation de cette larve en un Ver. Ils ont vu la métamorphose, mais ils ne se sont pas rendus compte de son mécanisme. Ils n'ont pas compris le rôle de la poche métasomique, bien qu'ils aient aperçu cette dernière. Pour Krohn, elle se convertit en une masse granuleuse; Leuckart et Pagenstecher ont suivi quelques

phases de son évagination, mais ils l'attribuent à une cause accidentelle. Il faut arriver jusqu'à Metschnikoff (1869-71) pour avoir, sur ce sujet, des renseignements véridiques. Le savant biologiste a décrit la métamorphose de l'Actinotroque en Phoronis, et a donné son véritable rôle à la poche métasomique. Les auteurs qui lui ont succédé, Wilson et Caldwell, se sont bornés à confirmer ses observations sans y ajouter.

Metschnikoff n'a observé que les transformations de l'aspect extérieur; il n'a point reconnu les phénomènes de l'histolyse ni ceux de l'histogenèse. A en juger d'après les descriptions et les dessins qu'il fournit, il a vu un certain nombre de phases assez éloignées les unes des autres, et il a complété par le raisonnement; il s'est représenté d'après elles les états qui lui ont manqué. Dans une métamorphose aussi rapide, les minutes comptent pour beaucoup. Il importe de faire des observations nombreuses, et de suivre tous les degrés de la modification. Au début de mes recherches, n'ayant eu à ma disposition qu'une petite quantité de pupes, je suis tombé dans des erreurs inévitables. En apercevant l'entéron coudé, j'ai cru qu'il demeurait ainsi pour donner le tube digestif du Phoronis. J'ai admis, par surcroît, que le lobe préoral et les tentacules persistaient. Plus tard seulement, en cherchant les phases intermédiaires à celles que j'avais examinées tout d'abord, j'ai pu reconstituer la métamorphose telle que je l'ai décrite.

Ce préambule était indispensable. Les observations de Metschnikoff, ni celles de Wilson, ne concordent avec les miennes au sujet de l'entéron. D'après eux, cet organe, coudé pendant la métamorphose, continue à se plier en deux. Il rabat ses deux moitiés l'une contre l'autre, et il acquiert ainsi son allure définitive, caractéristique du Phoronis achevé. Le rectum ne disparaît pas; il reste en sa place pendant que le métasome se dévagine; et il se place forcément, par le seul effet de l'évagination, à côté de l'œsophage. Mes premières études concordaient avec les leurs.

J'avais vu des Actinotroques en métamorphose, munies d'un entéron entier et fortement coudé. J'avais examiné, d'autre part, des jeunes Phoronis pourvus de leur intestin plié en deux. Je concluais comme eux, et il était impossible de faire autrement. Pourtant, diverses choses me semblaient difficiles à expliquer. Le jeune Phoronis n'est guère plus gros que l'Actinotroque dont il provient; son tube digestif se trouve, cependant, deux fois et demie à trois fois plus long. Il fallait à cet appareil une capacité de croissance bien rapide, pour qu'il augmentât ainsi en quelques minutes, en une demi-heure au plus. En outre, la branche efférente de l'intestin du jeune Phoronis ne ressemble guère au rectum de l'Actinotroque; ses cellules sont plus petites, cubiques. Son aspect est tout différent. Je n'accordais guère ces données avec l'opinion de Metschnikoff, que j'avais adoptée provisoirement. Il devenait nécessaire, pour résoudre ces contradictions, de suivre toutes les étapes de la métamorphose, non seulement en examinant les larves par transparence, mais en pratiquant des coupes sur elles. Le délicat était alors d'avoir de ces larves en nombre suffisant, de les choisir, de les isoler, et de les traiter par les réactifs. Si les Actinotroques entières sont abondantes, celles qui se modifient sont de beaucoup plus rares. J'ai pu, avec de la patience, arriver à mes fins. Les descriptions qui précèdent sont données d'après mes observations ainsi complétées.

Je tiens à faire une dernière remarque. Les Actinotroques en métamorphose et libres sont fort rares. Celles que j'ai vues se trouvaient au début de leurs changements. Je n'ai jamais eu l'occasion de pêcher des jeunes Phoronis nageant en liberté. J'ai effectué mes recherches sur des Actinotroques recueillies entières, gardées dans des bacs, et y commençant leur métamorphose pour l'achever. Si l'on place dans un grand cristallisoir pendant la première quinzaine de mai, et surtout pendant la seconde, de l'eau renfermant des Actinotroques bien vivantes, il n'est pas rare de trouver, après quelques heures, plusieurs d'entre

elles prêtes à subir leurs changements, ou les accomplissant, ou les finissant. On reconnaît assez bien ces larves, par l'habitude, malgré leur petitesse et leur transparence; on peut les distinguer des autres et les prendre avec une pipette. C'est sur de telles Actinotroques que mes observations ont été faites. Je ne pense pas que les conditions où elles se rencontraient aient agi sur la marche ni sur les procédés de leur métamorphose. Leurs transformations sont identiques, sans doute, à celles qui se passent dans les conditions naturelles.

§ 2. — Structure du jeune Phoronis.

I. Étude de la forme extérieure. — La métamorphose terminée, l'Actinotroque est transformée en jeune Phoronis. Le corps de l'individu est constitué par le métasome dévaginé. Le prosome larvaire a disparu; sa majeure partie s'est désagrégée, soit que l'eau l'emporte, soit que ses débris pénètrent dans l'intestin de l'animal pour servir d'aliments. La région péri-anale, seule, demeure encore; elle consiste en une petite masse d'aspect irrégulier, attachée au corps, non loin de la base des tentacules; elle ne tarde pas à s'effacer à son tour (fig. 28, Pl. V).

L'orientation du Phoronis est perpendiculaire à celle de l'Actinotroque. Des deux extrémités de la larve, l'une était antérieure, l'autre postérieure. En tenant compte du changement de direction, l'une des extrémités de l'adulte est supérieure, l'autre inférieure. La première porte la couronne des nouveaux tentacules, disposée autour de la bouche; la seconde, arrondie, hémisphérique, est lisse, privée d'orifices comme d'appendices. En appliquant cette symétrie récemment acquise aux organes internes, notamment à l'ancien entéron devenu l'intestin afférent, sa face dorsale est désormais postérieure, sa face ventrale antérieure. Par contre, si l'on veut mieux comparer les objets en orientant l'adulte comme on a fait pour la larve, les

faces dorsale et ventrale demeurent en place ; l'extrémité antérieure du Phoronis correspond à la région antérieure du tronc de l'Actinotroque ; l'extrémité postérieure est un élément nouveau, autrefois situé dans le corps de la larve.

Le jeune Phoronis a une forme cylindrique. Sa longueur varie de 1 millimètre et demi à 2 millimètres. Son diamètre mesure de trois à quatre dixièmes de millimètre. Ces dimensions sont prises dans l'extension complète. Elles changent beaucoup sur l'individu vivant, à cause de sa grande capacité contractile. Il n'existe, extérieurement, aucune région appréciable ; la diversité des contours de la larve ne se retrouve plus. L'extrémité supérieure porte la couronne des tentacules courts et épais, cylindriques, égaux, couverts de cils vibratiles. Au-dessous d'eux, le corps se rétrécit quelque peu ; les restes de la région péri-anale larvaire adhèrent à cette zone plus étroite, dans un point équivalent à la ligne médio-dorsale de l'Actinotroque. Puis, le corps s'élargit progressivement, et conserve désormais les mêmes dimensions transversales, sauf les constrictions et les dilatations accidentelles, jusqu'à son extrémité postérieure. Sa paroi est lisse ; elle sécrète du mucus, qui attache l'individu à un support quelconque, et lui compose un fourreau d'aspect irrégulier. Cette gaine est le début du tube qui abrite plus tard le Phoronis complet.

Je n'ai pu suivre très loin les phases de cette évolution. Les animaux, obtenus dans des bacs par la métamorphose directe des Actinotroques, ne tardent pas à périr. J'ai fouillé en vain, au moment où ces transformations sont fréquentes dans la nature, parmi les débris et les coquilles où se trouvent les Phoronis achevés. La petitesse des jeunes individus est telle, les impuretés de toutes sortes sont si abondantes, que mes recherches en ce sens ne m'ont donné aucun résultat. J'ai seulement observé, parfois, en petite quantité, quelques exemplaires pris dans des cristallisoirs où étaient des larves, et parvenus à un état plus avancé qu'ils ne le sont à la fin de la métamorphose. Les

renseignements fournis par eux n'ont pas une importance considérable. Ils suffisent cependant pour faire connaître la structure du jeune Phoronis. Ils permettent, en l'absence des documents directs, de comprendre comment cette organisation passe à celle de l'adulte achevé.

Le corps s'allonge quelque peu. Il continue à sécréter du mucus ; il se déplace à mesure, il laisse derrière lui les parcelles muqueuses qu'il a produites dès l'abord; il donne à son fourreau une allure plus nette de tube régulier, auquel des menus grains de sable viennent s'accoler. La région péri-anale disparaît presque complètement; sans doute, son effacement total n'est pas éloigné. Le nombre des tentacules augmente ; parmi les individus que j'ai étudiés, deux avaient quatorze tentacules, et un en possédait vingt. Les nouveaux appendices prennent naissance en dedans de ceux qui les ont précédés ; aucune disposition régulière, spiralée, ne se montre encore. L'anus définitif n'est pas percé. L'individu muni de vingt tentacules portait, en surcroît, à côté de la bouche, une forte saillie semblable à une languette. L'aspect de ce mamelon, sa proximité de l'orifice buccal, m'entraînent à admettre, pour lui, la signification d'une ébauche de l'épistome

II. Étude des coupes réelles. — La figure 80, de la planche XIV, représente une coupe transversale de l'extrémité supérieure du corps. La section passe, un peu au-dessous de la bouche, par les bases des tentacules. Ceux-ci étaient au nombre de quatorze ; l'un d'eux n'a pas été intéressé. La périphérie de la coupe porte treize mamelons qui correspondent à ces bases. L'intérieur contient l'entrée de l'intestin afférent, c'est-à-dire la zone buccale de ce dernier. Cette région n'est pas circulaire; sa partie inférieure émet deux diverticules latéraux symétriques. J'ignore à quoi ils correspondent. A cause de leur brève étendue et de leur situation, je pense qu'ils équivalent simplement à des portions contractées de l'orifice buccal. Je ne crois guère qu'ils

aient un rôle génétique, ni qu'ils servent à quelque chose dans la production de l'anus que je n'ai pu voir.

L'ectoderme consiste en une assise épithéliale simple, faite d'éléments vibratiles, deux fois plus hauts que larges. La paroi buccale est de structure variable. Sa part supérieure a la même organisation que l'œsophage, elle est constituée par un épithélium cylindrique vibratile. Sa part inférieure, munie des diverticules, est faite d'un épithélium simple, aux petites cellules cubiques. Les notions les plus importantes de cette coupe sont données par le cœlome. Celui-ci diffère beaucoup, dans sa nouvelle organisation, de ce qu'il était chez la larve. Il est découpé, par des brides mésentériques entrecroisées et anastomosées, en cavités nombreuses d'aspect irrégulier, où se trouvent d'abondantes cellules mésodermiques libres. Ces dernières, ovalaires ou arrondies, sont tenues en suspension dans un plasma liquide. Les brides sont formées par la juxtaposition d'éléments aplatis, mais assez épais encore. Beaucoup des espaces qu'elles limitent n'ont aucune allure précise; ils répondent à des lacunes volumineuses, qui communiquent entre elles dans toutes les directions. Plusieurs sont définis cependant. Chacune des bandes intertentaculaires porte, en dedans d'elle, une cavité dont la paroi limitante s'attache aux sommets des deux tentacules situés de côté et d'autre de la bande. L'ensemble de ces parois compose une membrane festonnée ; elle circonscrit vers le dehors un espace annulaire, qu'une seconde lame circulaire et régulière limite en dedans. Cet espace est un vaisseau annulaire fort large, qui entoure la région initiale de l'œsophage en se plaçant à une certaine distance d'elle ; des lacunes irrégulières l'en séparent. Ce vaisseau envoie un diverticule dans la base de chacun des tentacules. Cette expansion est formée par les échancrures laissées entre les saillies de sa paroi extérieure. Il renferme de nombreuses cellules libres, légèrement teintées de rouge sur le vivant. Il équivaut à l'ébauche du vaisseau circulaire qui entoure l'œsophage chez l'adulte, et qui fournit

des branches aux tentacules. Sa vraie nature est ici décelée. Il a la même valeur que les autres cavités découpées dans le cœlome; il n'a point d'autre signification. Il correspond à une lacune régularisée, pourvue d'une forme spéciale, que ses connexions transforment en un vaisseau sanguin.

La coupe transversale de la figure 81, planche XIV, passe au-dessous de la précédente; elle est menée par le milieu de l'œsophage. Les bases des tentacules n'existent plus ; elles ne parviennent point jusque-là. Sur la face supérieure se trouvent les restes de la région péri-anale de la larve. Ceux-ci consistent en une masse irrégulière de cellules groupées, dont il est difficile de reconnaître l'organisation. Ces éléments ressemblent aux cellules mésodermiques libres. Sans doute ils dérivent des cellules libres de l'ancienne extrémité postérieure du corps larvaire; ils ont détruit par phagocytose les brides mésentériques et le rectum ; ils se confondent peu à peu, actuellement, avec leurs similaires du métasome. Pourtant, à ce qu'il m'a semblé, tous ne sont pas destinés à appartenir au corps définitif. La région péri-anale ne doit pas s'affaisser progressivement, en s'unissant à la zone métasomique sur laquelle elle repose. Cette dernière zone émet, sur son pourtour, une lame ectodermique, comparable à un diaphragme qui rétrécirait son ouverture centrale pour se convertir en une cloison complète. Cette membrane d'ectoderme sépare le métasome de la région péri-anale en voie de diminution. Elle est traversée, à vrai dire, par des éléments mésodermiques qui vont d'une partie dans l'autre, mais elle existe cependant. Autant qu'il est permis de conclure d'après cet aspect, les éléments bien vivants de la région péri-anale sont capables d'entrer dans le métasome pour lui appartenir, mais eux seuls. Les autres, relativement peu nombreux, constituent un reliquat qui se désagrège peu à peu, se dissocie, et se détruit ainsi.

L'ectoderme consiste en une couche d'épithélium pavimenteux simple; il offre, au niveau de la région péri-anale

larvaire, par ses cellules plus nettes, mieux séparées les unes des autres, les caractères d'une reconstitution active. L'œsophage n'occupe pas le centre de la coupe, il est fortement dévié par côté. A peu près régulière et ovale, sa face inférieure montre les débuts des deux diverticules latéraux, si bien marqués dans la coupe précédente. Sa paroi est constituée par un épithélium cylindrique assez élevé, vibratile. Il représente à lui seul, dans cette partie du corps, le tube digestif entier; comme il appartient à l'intestin afférent, il faut en conclure que la région terminale de l'intestin afférent n'est pas encore ébauchée. Le rectum définitif et l'anus n'ont pas encore pris naissance en ce moment de l'évolution. Comme l'ébauche intestinale efférente n'est pas éloignée de la zone où la présente coupe a été pratiquée, comme elle arrive au niveau de l'extrémité inférieure de l'œsophage (voir la figure suivante), il est permis d'admettre que ces dernières portions du système digestif ne vont pas tarder à prendre naissance.

La cavité cœlomique offre les mêmes particularités que dans la coupe précédente. Le vaisseau annulaire n'existe plus. Une somatopleure continue, identique à celle que possédait la larve, double la face interne de l'ectoderme. De même, une splanchnopleure complète recouvre la face externe de la paroi œsophagienne. Les deux néphridies ont été prises dans la section. Reconnaissables à leurs grandes cellules, parfois fusionnées, elles ne m'ont point montré le petit canal intérieur, et l'orifice que l'on distingue pourtant sur l'animal vivant, dès le moment de la métamorphose.

La figure 82, de la planche XIV, montre les détails d'une coupe transversale menée par l'extrémité inférieure de l'œsophage. Les particularités de structure offertes par le système digestif y sont importantes. Les autres parties de la section ne diffèrent pas de leurs similaires de la coupe précédente. L'une des néphridies n'a pas été prise; l'autre, encore volumineuse, s'accole à l'ectoderme. La section œsophagienne, ovalaire, est entière et régulière. La paroi con-

siste en un épithélium cylindrique, vibratile; elle renferme des cellules à mucus, qui manquent aux autres zones de l'œsophage. Au-dessous de cette région initiale de l'intestin afférent se trouve une grande cavité libre. Son intérieur contient quelques éléments mésodermiques, en fort petite quantité. Sa paroi, dissociée et désagrégée par places, ressemble par l'organisation à une lame mésentérique; avec cette différence, pourtant, que ses cellules sont un peu plus grosses et moins plates. En outre, vers ses deux extrémités, par où cette paroi va s'accoler à l'œsophage, ses éléments sont de beaucoup plus volumineux et vacuolaires. Ils ressemblent à ceux du diverticule ventral de l'Actinotroque ; et, effectivement, ils lui correspondent. En suivant la série des coupes successives, on s'aperçoit que cette cavité n'est autre que celle du diverticule ventral, encore conservé, mais prêt à disparaître. La majeure part de sa paroi a subi l'histolyse ; les éléments mésodermiques libres ont agi en phagocytes vis-à-vis d'elle. Ils ont été remplacés par des cellules nouvelles, dont je n'ai pu reconnaître la provenance exacte. Malgré leur cohésion avec les éléments vacuolaires encore conservés, leur ressemblance avec les éléments du mésoderme me semble militer en faveur d'une origine mésodermique. Quoi qu'il en soit, cette paroi se détruit; le diverticule ventral, encore présent dans les instants qui suivent la métamorphose, disparaît par histolyse. Sa cavité communique momentanément avec les lacunes du cœlome. Une paroi provisoire, sans doute donnée par les phagocytes qui ont attaqué la paroi primitive, s'établit. Puis, cet espace se confond progressivement avec le cœlome, car l'adulte n'en a aucun vestige. L'appoint qu'il fournit est bien faible, presque insignifiant. Sa destruction, ou plutôt sa jonction aux cavités cœlomiques voisines, n'entraîne aucun changement appréciable dans l'organisation.

A côté de l'œsophage, et au-dessus du diverticule ventral en voie d'histolyse, se trouve l'ébauche de l'intestin efférent. La présente coupe présente l'extrême bout supérieur de ce

rudiment. Il consiste en un petit canal entouré par une assise de cellules ovalaires, semblables aux éléments mésodermiques libres, mais plus claires; elles absorbent les réactifs colorants avec une intensité moindre. Cette particularité, le fait que cette extrémité se relie sans discontinuité avec les régions efférentes placées plus en arrière et qui dérivent sûrement du cordon larvaire de prolifération, portent à admettre que cette ébauche ne dérive pas du mésoderme environnant. Elle provient du cordon lui-même. Ce dernier s'étend vers le haut; il atteint d'abord, et dépasse ensuite, la base de l'œsophage, pour remonter jusqu'au niveau de l'orifice buccal. Dans la phase actuelle, il arrive un peu au-dessus de l'extrémité inférieure de l'œsophage.

La figure 83, de la planche XIV, offre deux dispositions intéressantes. Elle est consacrée à une coupe transversale qui passe sous l'œsophage, à une faible distance de lui. Elle contient la section transversale de l'entéron, devenu l'intestin afférent, et celle de l'intestin efférent. Cette dernière ne diffère pas de sa similaire de la coupe précédente; elle est plus large pourtant. Elle occupe la même situation, dorsale et quelque peu déjetée sur le côté. Sa paroi a la même structure. Accolée à celle de l'intestin afférent, elle est incomplète par places, car ses cellules se séparent, laissant entre elles des intervalles appréciables. Cette disposition est accidentelle sans doute. Elle n'existe que sur une faible longueur, dans la région de prolifération et vers le haut, où les éléments sont, par suite, plus délicats, plus fragiles. L'organisation, au moment où elle débute, n'est pas régulière encore ; la forme ne se précise que plus tard.

L'intestin afférent est plus remarquable. Sa section transversale, presque circulaire, comprend deux parties accolées par leurs bords : l'une supérieure, l'autre inférieure. La première se continue progressivement avec l'œsophage (en suivant la série des coupes intermédiaires à la présente et à la précédente); elle se ferme par en bas, pour ce faire, et se sépare de la seconde. Ses bords proéminent en dedans,

se rapprochent l'un de l'autre, et finissent par s'unir. Sa paroi consiste en un épithélium cylindrique, vibratile. La seconde partie répond au diverticule ventral. Sa paroi est formée de cellules vacuolaires; leurs vacuoles sont fort grandes, et leurs cloisons protoplasmiques intra-cellulaires fort petites. Ces éléments, par la taille de leurs enclaves liquides, par les plissements de leurs membranes limitantes, paraissent en dégénérescence. Leur assise est pénétrée, du reste, par des éléments mésodermiques; ceux-ci s'engagent dans sa substance, et ils y agissent sûrement comme phagocytes. Cette coupe montre les premiers degrés de l'histolyse du diverticule ventral; la coupe précédente en offrait, dans une autre partie, les termes ultimes. Il faut donc conclure que le diverticule ventral se détruit chez le jeune Phoronis. Sa perte cause un vide dans la région où il se trouvait. Sa cavité se confond avec les lacunes cœlomiques avoisinantes. L'intestin afférent se referme, au-dessus de lui, par le rapprochement et par la soudure de ses bords devenus libres.

La figure 84, de la planche XV, est consacrée à une coupe transversale, menée au-dessous de la précédente. Celle-ci porte le numéro 13 dans la série des coupes successives; la présente a le numéro 18. Ce numérotage commence par l'extrémité supérieure du corps. La section passe au niveau du point où débute le diverticule ventral, où il se confond avec l'intestin normal. Il n'a subi, en ce lieu, aucun phénomène d'histolyse; les vacuoles de ses cellules sont pourtant volumineuses; sans doute la dégénérescence atteint ses éléments. La comparaison mutuelle des coupes, pratiquées à la hauteur du diverticule, dénote que la destruction atteint d'abord le sommet libre sous-œsophagien de cet appendice pour en gagner progressivement la base. L'intestin efférent est dorsal; sa paroi est incomplète dans la zone où elle s'attache à l'endoderme de l'intestin afférent. Les autres parties de la coupe n'offrent aucune disposition nouvelle, sauf une régularisation de plusieurs lacunes cœlomiques, déjà indi-

quées dans la section précédente. L'une d'elles s'établit nettement sous la forme d'un vaisseau ventral situé sous l'intestin afférent. D'autres entourent l'intestin efférent, se modèlent sur lui, et s'allongent en canaux qui l'accompagnent et l'enveloppent.

La figure suivante (85) contient le dessin de la coupe n° 24. Il suffit de la comparer à la précédente pour se rendre compte des changements de structure accomplis sur une aussi faible étendue. L'intestin afférent est fort large; il occupe la plus grande part de l'intérieur du corps; il ne laisse au cœlome qu'un espace restreint. Cet espace est un peu plus vaste sur l'individu vivant, car les réactifs ont ici contracté et diminué la paroi du corps. La somatopleure et la splanchnopleure existent au complet. Le cœlome est à peu près privé de brides mésentériques sur ses côtés. Sa région dorsale et la ventrale en renferment pourtant, ébauches probables des mésentères de l'adulte achevé. Le vaisseau ventral conserve les mêmes dispositions que précédemment. Plusieurs lacunes régularisées, et surtout étirées en longueur, accompagnent l'intestin efférent. Celui-ci s'accole à l'afférent; son diamètre est restreint; sa paroi entière est formée d'une seule rangée de cellules cubiques. La paroi de l'intestin afférent, épaisse, consiste en un épithélium cylindrique vibratile.

Les coupes suivantes diffèrent peu de cette dernière. La figure 86 montre la section n° 30. Les changements principaux portent sur l'intestin efférent et sur le vaisseau ventral. Le premier se sépare de l'intestin afférent et s'isole de lui; une étroite lacune cœlomique s'établit entre les deux. Le second cesse d'avoir un trajet aussi régulier; il existe toujours, cependant, et les coupes optiques sur le vivant le laissent voir en sa place; mais il se confond plus ou moins avec le cœlome environnant. La zone médio-dorsale de l'intestin afférent s'épaissit plus que les autres, elle se surélève en un large mamelon, peu saillant, qui avance dans la cavité intestinale.

La figure 87, de la planche XV, représente la coupe transversale n° 40. Le mamelon dorsal de l'intestin afférent est plus épais; il se dresse davantage en saillie dans la cavité digestive. Sa face supérieure, en relation avec le plasma cœlomique, est excavée. L'intestin efférent est plus large, sa section est ovalaire; les cellules de sa paroi, tout en conservant l'aspect cubique, sont plus volumineuses que dans les sections précédentes. Le vaisseau ventral est présent. Mais, au lieu de consister en un canal muni de parois propres, accolées à l'intestin afférent, il est formé par la partie du cœlome qui s'intercale à la zone ventrale de cet intestin et à la paroi correspondante du corps. Une telle disposition précise la nature de ce vaisseau. Il équivaut à une portion du cœlome qui s'endigue peu à peu, se munit de parois lui appartenant; elle finit ainsi par devenir un conduit isolé, indépendant de la cavité cœlomique dont elle dérive.

La coupe de la figure 88 passe par la région où l'intestin afférent s'est soudé à l'efférent. C'est par leurs extrémités postérieures que ces deux parties du tube digestif se joignent l'une à l'autre; elles unissent leur cavité à plein canal. L'intestin efférent est plus large qu'ailleurs; ses cellules, tout en conservant leur aspect cubique, sont plus volumineuses. L'intestin afférent est un peu plus étroit que dans ses autres zones; l'épithélium de sa paroi garde les mêmes caractères. Il contient des éléments à mucus, assez nombreux et bien reconnaissables. Malgré l'augmentation de l'un et la diminution de l'autre, l'intestin efférent est encore plus petit que l'afférent; leurs bords unis se dépriment et s'infléchissent en dedans. Un étranglement existe au niveau de la région de jonction.

La figure 89 montre une coupe transversale, menée par l'extrémité inférieure du corps. Le tube digestif ne descend pas aussi bas; il n'est pas intéressé dans la section. La paroi du corps se borne à entourer la cavité cœlomique, traversée par quelques brides mésentériques, emplie d'un plasma tenant en suspension de nombreuses cellules libres. La part

importante est ici donnée par l'ectoderme. Celui-ci, de beaucoup plus épais que dans les autres régions du corps, contient de nombreuses cellules à mucus. Cette augmentation d'épaisseur ne se fait pas brusquement ; elle procède peu à peu ; elle commence au niveau de la coupe précédente.

La figure 79, de la planche XIV, représente une coupe longitudinale, médiane et verticale, d'un jeune Phoronis. Elle a été préparée en réunissant plusieurs fragments des coupes successives qui passaient par le milieu du corps. Je n'ai pas réussi à obtenir une section entière, à cause de la fragilité et de la délicatesse des tissus. Cette figure n'ajoute aucune notion nouvelle à celles que les coupes transversales ont fourni. Mais elle offre l'avantage de raccorder ces dernières entre elles. Elle permet de mieux se représenter la structure générale de l'animal. Pour faciliter le repérage, j'ai tracé sur elle des lignes numérotées, qui indiquent le passage des coupes transversales désignées par les nombres correspondants.

III. Reconstitution des organes. — L'ectoderme du jeune Phoronis consiste en une couche épithéliale simple, où se trouvent des cellules à mucus. Cette assise est plus épaisse dans la région inférieure du corps, sur laquelle portent les principaux efforts d'élongation de l'économie, que dans la zone supérieure. Aucun centre nerveux n'existe encore. Je n'ai pu reconnaître des traces d'un réseau nerveux sous-ectodermique ; il doit exister pourtant, car le métasome, avant de se dévaginer, en possède chez la larve. Les tissus du jeune Phoronis prennent les réactifs colorants avec une telle intensité que je ne puis affirmer sa présence ; il m'a semblé le voir par places, mais il a été impossible de le différencier nettement de la somatopleure.

Le tube digestif s'étend dans le corps entier. Il comprend deux branches parallèles, unies par leurs extrémités inférieures. L'une des branches, antérieure ou ventrale (suivant l'orientation adoptée) par rapport à l'autre, correspond à

l'intestin afférent. Elle dérive directement de l'entéron larvaire, qui persiste tout entier. Elle est beaucoup plus large que l'autre ; sa paroi est plus épaisse, faite d'un épithélium cylindrique. Son extrémité supérieure consiste en un œsophage, persistance directe de celui de la larve ; elle s'ouvre au dehors par un large orifice buccal, qu'entoure la couronne des tentacules. L'ancien diverticule ventral de l'Actinotroque disparaît par histolyse. D'abord les vacuoles de ses éléments augmentent de dimensions. Puis des cellules mésodermiques libres pénètrent dans sa paroi, et la détruisent par phagocytose. Cette destruction accomplie, les phagocytes composent une paroi provisoire, en occupant la place des éléments qu'ils ont absorbés. Ils se dissocient plus tard, se confondent avec leurs similaires du cœlome. La cavité du diverticule se joint, de son côté, aux espaces cœlomiques avoisinants. Cette disparition n'est pas précoce. Le diverticule ventral est encore présent, au complet, lorsque la métamorphose est achevée. C'est pendant la jeunesse de l'individu, déjà converti en Phoronis, que ce phénomène s'accomplit.

L'intestin efférent est formé par le cordon dorsal placé sur l'entéron de l'Actinotroque. Sa paroi est par conséquent de provenance endodermique. Ce cordon se creuse déjà, au cours de la métamorphose, d'une cavité axiale ; il se change en un conduit. Cette modification continue à s'effectuer par la suite, jusqu'au moment où le cordon est devenu un canal. Ce dernier est l'intestin efférent. Sa paroi consiste en une seule assise de cellules cubiques, plus mince de beaucoup que celle de l'intestin afférent. Son diamètre est aussi de taille plus restreinte. Il s'allonge par ses deux extrémités. La supérieure remonte sur les côtés de l'œsophage pour arriver jusqu'à la face correspondante du corps, où se percera l'anus, non loin de la bouche ; mais je n'ai pas vu le procédé employé, car mes exemplaires les plus âgés étaient encore privés de l'orifice anal. L'inférieure s'élargit, s'attache à l'intestin afférent, repousse quelque peu la paroi de ce dernier pour la faire dresser en saillie dans sa cavité, puis, par

la disparition des cellules dans la zone de contact, s'unit à elle ; la continuité parfaite du système digestif est assurée. Il ne reste plus que l'anus à percer, et cet appareil sera complet. La moitié inférieure de l'intestin efférent, produite la première par l'afférent, s'écarte de lui ; elle s'en sépare par un intervalle assez vaste, où se délimitent des lacunes cœlomiques. La moitié supérieure, engendrée en dernier lieu, est encore accolée à la paroi de l'intestin afférent, dont elle provient sans doute ; et, à son tour, elle s'en isole par la suite, lorsque l'anus a pris naissance.

L'intestin afférent du jeune Phoronis est souvent rempli de matériaux alimentaires. La plupart de ceux-ci sont donnés par le lobe préoral et par les tentacules de l'Actinotroque, avalés après leur chute.

Le cœlome subit des modifications importantes. Son volume, après la métamorphose, n'est pas plus grand que chez la larve. Il augmente ensuite, comme le corps entier. Circonscrit vers le dehors par l'ectoderme, il contient le système digestif dans son intérieur. Dès la fin de la métamorphose, sa cavité ne renferme qu'un plasma, tenant en suspension de nombreuses cellules libres ; celles-ci représentent le mésoderme, revenu à l'état embryonnaire. Leur quantité s'accroît rapidement, par leur propre multiplication. L'individu, grâce aux substances nutritives de son intestin, s'alimente avec surabondance ; c'est à ce fait qu'il convient d'attribuer, sans nul doute, l'activité de la segmentation de ces éléments mésodermiques. L'opposition entre le jeune Phoronis et l'Actinotroque est frappante ; le cœlome du premier possède beaucoup plus de ces cellules que celui de la seconde.

Les éléments du mésoderme se différencient, tout en accroissant leur nombre. Ils complètent la splanchnopleure et la somatopleure. Cette dernière assise doit s'achever d'une façon assez tardive, car, sur mes individus les plus avancés, elle se trouvait encore constituée par une simple couche endothéliale. Des brides mésentériques se forment à leurs

dépens ; elles unissent l'intestin à la paroi du corps. Surtout nombreuses dans l'extrémité supérieure du corps, elles s'anastomosent de plusieurs côtés ; elles cloisonnent le cœlome en vastes lacunes qui communiquent entre elles. La plupart de ces brides sont placées dans les régions antérieure (ventrale) et postérieure (dorsale) de l'économie, non loin du plan méridien longitudinal ; elles auront peu à faire plus tard, en grandissant et se soudant, pour donner des lames mésentériques réelles. Un système de vaisseaux s'organise, aux dépens de ces lacunes, par la régularisation et la continuité de plusieurs d'entre elles sur une assez longue étendue ; les brides, qui les limitent, s'agencent pour leur constituer des parois propres. L'un de ces vaisseaux est antérieur (ventral). Un autre est postérieur (dorsal) ; celui-ci consiste en un assemblage de lacunes qui entourent l'intestin efférent. Sur l'individu vivant, il paraît cloisonné à divers intervalles ; ces cloisons correspondent aux brides qui limitent les lacunes dont il se compose. Le premier de ces vaisseaux, en persistant tel quel, devient sûrement le vaisseau sanguin qui, chez l'adulte achevé, longe l'intestin afférent dans le mésentère qui relie ce dernier à la paroi du corps. Le second produit sans doute, par la disparition de ses cloisons internes, ou par la régularisation d'une de ses lacunes composantes, le deuxième vaisseau longitudinal de l'adulte, situé, contre l'intestin afférent, dans une position opposée à celle du précédent ; il lui faut abandonner, pour cela, ses connexions premières avec l'intestin efférent pour en contracter de nouvelles avec l'afférent.

Ces deux ébauches vasculaires s'unissent directement l'une à l'autre, dans l'extrémité inférieure du corps, autour de la zone de jonction des deux branches intestinales. Cette région unissante produit, d'une manière hâtive, des cæcums libres, en petit nombre, semblables à ceux de l'adulte complet. En haut, les deux ébauches s'ouvrent également dans un large vaisseau annulaire qui entoure l'œsophage tout en restant à une certaine distance de lui, et qui pousse des

expansions dans les tentacules. Ce canal circulaire et ses dépendances équivalent aux rudiments du vaisseau périœsophagien et des vaisseaux tentaculaires de l'adulte. Déjà établis dans leurs positions définitives, ils n'ont qu'à s'accroître pour avoir leur organisation ultime.

Les parois des ébauches vasculaires sont contractiles dans toute leur étendue. Les contractions ne sont pas régulières, ni complètes; elles se manifestent à des intervalles divers, sur des espaces variables, mais souvent assez amples. Les cavités contiennent un plasma liquide, charriant des globules légèrement teintés de rouge, un peu moins colorés que ceux de l'adulte. Tantôt ces globules sont dissociés et circulent librement, tantôt ils s'agglomèrent par places. La succession des phases montre qu'ils dérivent des cellules mésodermiques libres. Celles qui, parmi ces dernières, sont contenues dans les lacunes transformées en vaisseaux, se changent en globules sanguins; il leur suffit pour cela de prendre leur teinte particulière. Peut-être quelques-uns dérivent de la splanchnopleure, dans les régions où ils s'amassent et se groupent contre elle. Cette différence d'origine ne compte pas dans la réalité : puisque la splanchnopleure est produite, à son tour, par des éléments mésodermiques, qui ont commencé par être isolés et par affecter une disposition mésenchymateuse. Mais la majorité des globules provient directement des cellules du mésoderme, tenues en suspension dans le cœlome.

Les deux néphridies de l'Actinotroque sont conservées en leur place, de part et d'autre de l'œsophage. Cette position correspond à celle qu'elles ont dans l'économie achevée. Je n'ai pas suivi leur évolution ultérieure. Je n'ai pas vu traces, non plus, d'ébauches sexuelles.

Le corps du jeune Phoronis renferme dès lors, mis en leur situation définitive, les ébauches de tous ses appareils organiques. Il lui suffit de les perfectionner, et de grandir, pour se compléter et se terminer. Ses métamorphoses, ses changements importants, sont achevés. Les progrès qui lui restent

à faire ont une valeur moindre. En l'absence de documents directs, les notions connues sur l'histogenèse générale permettent de se les représenter et de les comprendre, au moins dans leurs grands traits.

IV. Résumé et critique des observations. — *En résumé*, le jeune Phoronis se fixe à un support ; il se produit un tube, grâce à la sécrétion muqueuse de son ectoderme. Il augmente le nombre de ses tentacules, il engendre un début d'épistome. Son appareil digestif se termine ; l'intestin efférent se soude, par son bout inférieur, à l'extrémité correspondante de l'intestin afférent. Le tube digestif prend ainsi un aspect coudé ; il comprend deux branches parallèles. L'une d'elles (intestin afférent) s'ouvre au dehors par la bouche, persistance de celle de l'Actinotroque; l'autre (intestin efférent) est encore fermée, mais elle se rapproche de l'extrémité supérieure du corps pour y percer l'anus. Le cœlome, et les éléments mésodermiques qu'il contient, subissent des modifications importantes. Ceux-ci augmentent en nombre. Ils complètent la somatopleure et la splanchnopleure. Ils édifient des brides mésentériques ; ceux qui ne prennent aucune part à ces phénomènes demeurent comme cellules libres dans le plasma du cœlome. Le système sanguin naît aux dépens de lacunes cœlomiques. Il comprend : deux vaisseaux longitudinaux, qui accompagnent l'intestin, et qui s'unissent par leur extrémités inférieures ; un vaisseau annulaire péri-œsophagien ; des vaisseaux tentaculaires. Il contient des globules rouges, qui dérivent des éléments du mésoderme. Les deux néphridies demeurent en leur place. Les ébauches des glandes sexuelles n'ont pas encore fait leur apparition. Le jeune Phoronis, malgré sa petitesse, possède désormais les rudiments de tous ses organes mis dans leur situation définitive ; sauf les appareils de la reproduction.

Critique. — La plupart des auteurs qui ont étudié l'Acti-

notroque, Krohn, Leuckart, Schneider, Metschnikoff, Wilson, Caldwell, ont observé des jeunes Phoronis. Ils se sont attachés surtout à en examiner les formes extérieures et la grosse anatomie. Les renseignements fournis par eux sont peu nombreux. Une mention spéciale doit être accordée à Claparède (1861). Ce naturaliste a recueilli en Écosse, à Lambash-Bay (embouchure de la Clyde), un jeune Phoronis, long de 1 millimètre. Il l'a pris pour un Siponculien ; mais sa description est assez précise pour que l'on y reconnaisse un Phoronidien venant d'achever sa métamorphose. Claparède signale les tentacules, le sang rouge, les cæcums vasculaires. Il est impossible de s'y méprendre ; c'est bien d'un Phoronis qu'il s'agit. Cet être se soutenait dans l'eau ; son ectoderme était muni de cils vibratiles. Je n'ai jamais rencontré, pour ma part, de tels individus. Le fait doit être rare. En tout cas, son intérêt est grand. Il montre que les Actinotroques sont capables de se métamorphoser, sans quitter leur genre de vie ; et, transformées, elles peuvent se maintenir encore pendant quelque temps à la surface de la mer, avant de couler et de se fixer.

SECONDE PARTIE

ÉTUDE BIOLOGIQUE

(PHYSIOLOGIE ET EMBRYOLOGIE GÉNÉRALES)

La première partie de ce travail est consacrée à la stricte description des faits. Les phases, subies par les Phoronidiens dans leur développement embryonnaire, y sont exposées en leur ordre, et élucidées dans la mesure du possible. Il reste à les expliquer, autant que le permet la science actuelle. Ces phénomènes ne sont pas indéterminés ; ils se succèdent avec une précision rigoureuse, ils se répètent régulièrement à chaque génération. Chacun a, par suite, une signification et une cause qu'il convient de rechercher. La méthode, en pareil cas, porte sur la comparaison des faits entre eux, et avec leurs similaires des autres animaux. On arrive ainsi à des conclusions immédiates, qui peuvent servir à édifier une synthèse. Cette étude doit se conduire sans parti pris, sans idée préconçue, sans hypothèse, pour demeurer dans la vérité. Elle consiste en somme à trouver, dans le variable, ce qui est constant. Bien entendu, je m'étendrai peu sur chaque chose. Il est inutile d'exposer longuement; il suffit de signaler les données importantes qui seules entrent en compte.

Cette seconde partie comprend trois chapitres. Le premier traite de la formation de l'organisme chez les Phoronidiens; le deuxième de la métamorphose larvaire ; le troisième des affinités zoologiques de ces animaux.

CHAPITRE PREMIER

FORMATION DE L'ORGANISME DES PHORONIDIENS

I. Étude générale de l'organisme. — Cet organisme possède deux formes successives, différentes l'une de l'autre. Toutes deux se comportent, vis-à-vis de ce qui les entoure, comme des individus complets. La première, larvaire, est celle de l'Actinotroque; elle vit en liberté, et nage dans l'eau. La seconde, adulte, est celle du Phoronis; elle habite un tube, qu'elle produit et qu'elle attache à un support. La paroi du corps de la première donne naissance à celle de la seconde. Sa face ventrale engendre une dépression, la poche métasomique, qui grandit en pénétrant dans l'intérieur de l'économie. Le moment venu de la métamorphose, cette poche se dévagine et devient la paroi du corps du Phoronis. La paroi larvaire se désagrège, et se détruit en majeure part. La modification d'une forme en l'autre porte principalement sur cette substitution des parois extérieures de l'individu. Les autres organes subissent des destructions dans leurs tissus, ou des déviations, mais relativement moins importantes.

Qu'il s'agisse de la larve ou de l'adulte, les trois feuillets sont présents dans l'économie, chacun en sa place. La larve provient exclusivement d'un œuf fécondé. L'adulte dérive exclusivement d'une larve. Aucun phénomène de bourgeonnement ne se manifeste. La production de la poche métasomique n'équivaut pas à un fait de cette sorte. Elle consiste en la genèse d'un pli, dans une portion de la paroi du corps larvaire. Ce pli intéresse seulement l'ectoderme et la somatopleure; elle laisse indemnes les autres feuillets. Il ne donne pas l'individu entier de la seconde forme, mais se borne à lui constituer la paroi de son corps. Il n'est point un bourgeon par suite. Sa valeur morphogénique est

moindre de beaucoup, puisqu'il engendre seulement une portion de l'adulte.

II. Production de la première forme (larve actinotroque). — La larve provient de l'œuf fécondé. Elle est produite par étapes successives : segmentation de l'œuf; production des deux feuillets embryonnaires primordiaux; production des trois feuillets définitifs; formation de la larve.

Segmentation. — L'œuf est pauvre en vitellus nutritif; les granulations deutolécithiques sont également répandues partout. Comme dans tous les cas pareils, la segmentation est totale et égale, ou faiblement inégale. L'inégalité des blastomères en dimensions dépend souvent de retards ou d'avances, dans le progrès de la segmentation. Cette inégalité s'efface à mesure que les blastomères deviennent plus nombreux et plus petits. Elle n'est pas semblable à elle-même; elle varie d'un œuf à l'autre. Les variations individuelles sont ici des plus fréquentes, bien que les résultats soient communs; les blastules diffèrent peu les unes des autres. Comme les œufs sont attachés à leur générateur pendant qu'ils se segmentent, et séparés des milieux par le mucus qui les englue; comme tous ceux d'un même groupe sont soumis à des influences identiques, il est peu probable que les milieux extérieurs aient une action dans la hâte ou dans le retard de la division. La cause de cette inégalité tient plutôt à la distribution des granules deutolécithiques. Bien que ces derniers soient également répartis, l'œuf en segmentation est une masse protoplasmique vivante. Il intègre à sa substance plusieurs de ces granules; il les remanie, il les déplace plus ou moins. Ces variations, quoique faibles, entraînent les autres sans doute, en retardant la segmentation là où ces granules sont momentanément plus nombreux.

Les blastomères se limitent par des surfaces courbes; ils ne se touchent donc que par une partie de leurs parois. Ils

laissent entre eux des espaces, qui s'étendent avec plus ou moins de régularité et de continuité depuis la surface jusqu'au centre de l'œuf. Ces vides s'unissent entre eux dans cette partie centrale : la cavité qu'ils engendrent ainsi est l'ébauche du blastocœle. L'œuf segmenté, parvenu à l'état de morule, se change en une blastule par l'amplification de cette cavité blastocœlienne. Un tel accroissement découle, à son tour, de l'augmentation de l'œuf en surface sans perte de substance; tout en continuant de se diviser, les blastomères se raccourcissent radialement, et ils laissent au centre de l'ovule un espace de plus en plus grand.

Quelles sont les causes de ce phénomène? L'une d'elles, au moins, se laisse pressentir. L'œuf a perdu sa membrane vitelline; le mucus qui l'englue doit se laisser traverser par l'eau environnante, ne serait-ce que pour transmettre son oxygène au vitellus en évolution. L'œuf absorbe par sa surface les matériaux qui lui arrivent ainsi. Il augmente sa surface, par amplification fonctionnelle; et, en conséquence, il agrandit son blastocœle. D'autre part, la présence d'un blastocœle empli de liquide facilite les échanges au travers du blastoderme. D'après nos connaissances sur les phénomènes de la vie, il est probable que cette cause existe vraiment. Est-elle la seule? N'y a-t-il pas en surcroît dans l'ovule d'autres influences agissant en faveur de la blastulation? Les observations ne permettent pas de décider.

Production des deux feuillets primordiaux. — Les deux feuillets primordiaux, le protectoderme et le protendoderme, se forment par le procédé de la gastrulation. La blastule se convertit en une gastrule. Cette gastrule se façonne par un moyen spécial, peu répandu, celui de l'incurvation. Aucune invagination réelle ne se produit dans le blastoderme; une de ses moitiés ne se déplace point pour s'infléchir dans l'autre moitié qui reste immobile. La blastule, pour devenir une gastrule, s'aplatit et s'incurve en entier. Peut-on pressentir la cause de ce phénomène?

La cause immédiate de toute gastrulation est impu-

table à l'amplification fonctionnelle : le blastoderme, en se dédoublant, en continuant à subdiviser ses éléments, augmente ses surfaces d'échange avec les milieux. Mais pour quelle raison cette amplification suit-elle une pareille direction, au point de rendre une de ses moitiés blastodermiques interne par rapport à l'autre? La réponse au sujet de la gastrule des Phoronidiens est des plus malaisées à trouver. Il est bien une cause directe à l'absence d'invagination véritable : le blastocœle, trop petit, ne permet pas à cette dernière de s'accomplir. Cette explication toute mécanique ne fait que déplacer la difficulté. Pourquoi le blastoderme, au lieu de s'amplifier simplement sous la forme blastulaire, s'amplifie-t-il en s'incurvant? Les diverses parties de l'assise blastodermique se ressemblent; aucune différence, appréciable à nos sens, n'est établie entre elles. Et pourtant leur ensemble s'incurve de manière à rendre l'une interne, l'autre externe. Il y a là une dissemblance, que l'on ne peut voir.

L'incurvation est une modification de l'invagination. Celle-ci étant impossible à cause de l'étroitesse du blastocœle, le mouvement invaginant se change en une poussée d'incurvation. Mais on ne peut aller plus loin dans cette recherche des causes. Il faudrait savoir en quoi consiste la dissemblance entre les parties du blastoderme. Aucune présomption n'est donnée par les faits. Je ferai remarquer pourtant que l'on ne peut invoquer, comme cause exclusive, l'action des milieux. On ne voit pas comment ceux-ci, par eux seuls, détermineraient l'incurvation. Il y a quelque chose de plus, qui appartient à la substance du blastoderme, et que les faits n'ont pas encore décelé.

Production des trois feuillets définitifs. — Ce phénomène génétique se ramène au dédoublement du protendoderme. Ce feuillet donne naissance à des initiales mésodermiques; après quoi il persiste en sa place. Il demeure comme endoderme définitif; et il a engendré le mésoderme. Le protecto-

derme ne contribue pas à cette formation ; il reste tel quel, et devient l'ectoderme définitif.

Les initiales sont en grande quantité. Elles ne se distinguent point par une taille plus grosse, ni par une élection différente pour les agents colorants, des cellules-filles qu'elles produisent par la suite. Elles ont, d'emblée, l'aspect et les dimensions des futurs éléments mésodermiques, qui proviennent d'elles. Elles se forment pendant un temps assez long, les unes après les autres; elles ne naissent pas simultanément. Elles commencent par se façonner aux dépens du protendoderme entier, puis leur matrice se localise dans la zone protendodermique la mieux nourrie. Celle-ci est postérieure. Le résultat en est que la plupart de ces initiales apparaissent dans la région postérieure du corps de la larve, et se détachent de la portion du protendoderme qui s'unira au futur rectum. Ces initiales y composent deux amas principaux, non pas serrés et munis de contours précis, mais lâches et diffus sur leurs bords. Elles s'assemblent en deux bandelettes. Celles-ci diffèrent, par leur nature et par leur allure, de leurs similaires des autres larves qui en possèdent. Elles sont faites d'éléments mésodermiques ordinaires, identiques aux autres; elles n'ont pas de contours arrêtés, ni déterminés. En cela, la structure du mésoderme embryonnaire des Phoronidiens est remarquable. Ce feuillet dérive d'initiales, mais ces dernières sont nombreuses et petites; elles n'offrent aucun caractère particulier. Les ébauches principales consistent en deux bandelettes; mais celles-ci ne sont pas les seules à fournir le mésoderme, car plusieurs initiales ne leur appartiennent point. Les Phoronidiens, par ces phénomènes, montrent un état élémentaire de la genèse mésodermique. Beaucoup des autres Vers, pourvus d'une évolution gastrulaire, n'ont que deux ou trois grosses initiales mésodermiques, qui se divisent pour engendrer des bandelettes aux contours précis, d'où dérive tout le feuillet moyen. Une telle condensation n'existe pas chez les Phoronidiens. Ces animaux se rapprochent

plutôt, par leurs qualités à cet égard, de ceux des Plathelminthes qui subissent un développement gastrulaire.

Le mésoderme est ici un vrai mésenchyme. Il contribue à constituer un organisme soumis à deux influences : le perfectionnement progressif de l'économie ; la nécessité prochaine de s'adapter aux milieux pour vivre, pendant l'existence libre de la larve. Aussi se divise-t-il en deux ; ou plutôt ses éléments se comportent-ils de deux manières. Les uns conservent leur nature embryonnaire ; ils seront destinés à fournir les tissus mésodermiques de l'adulte. Les autres se différencient pour permettre à la larve de remplir ses fonctions vitales ; ils se changent en fibres contractiles, pour la plupart, en éléments conjonctivo-musculaires. Un mésenchyme primaire, une édification mésodermique capable de maintenir sa vitalité à l'individu, prend ainsi naissance. Ce mésenchyme se détruit au moment de la métamorphose : il cède la place au feuillet moyen de l'adulte.

Pour produire ce mésenchyme, les initiales subissent des segmentations nombreuses et rapides. Beaucoup des cellules ainsi façonnées se séparent complètement les unes des autres. Plusieurs demeurent ainsi unies ; elles étirent leur zone de soudure et lui donnent l'aspect d'un filament de liaison. Ces connexions intercellulaires persistent assez longtemps, surtout dans les brides mésentériques, soit chez la larve, soit chez l'adulte.

L'évolution du feuillet moyen comporte deux différenciations histologiques. Elle comporte aussi deux différenciations anatomiques. Une partie des éléments mésodermiques s'établit sous la forme de cellules libres dans le plasma cœlomique, ou de cellules contractiles étendues dans le cœlome. Une autre partie s'applique contre l'ectoderme et contre l'endoderme ; elle étale ses éléments contre ces deux assises. Elle compose une somatopleure et une splanchnopleure, continues et régulières. Ces deux couches endothéliales proviennent d'un mésenchyme. Elles ressemblent à leurs similaires des mésodermes épithéliaux et entéro-

cœliens. Cette similitude est apparente. De grandes différences s'élèvent entre ces deux sortes. Les vrais mésodermes épithéliaux sont ainsi d'emblée ; ils limitent les cavités cœlomiques seulement emplies d'un plasma, au moins dans leur début ; ces cavités sont des entérocœles, car elles dérivent de l'entéron embryonnaire. Par contre, dans le cas particulier des Phoronidiens, comme dans celui de tous les animaux qui forment une somatopleure et une splanchnopleure aux dépens de leur mésenchyme larvaire, ces deux couches sont engendrées par le mésenchyme, et n'ont point, dans leur commencement, une disposition épithéliale de leurs éléments. Elles constituent seulement une partie du mésoderme, et non pas le feuillet moyen entier. Elles entourent une cavité cœlomique dont le plasma contient des cellules qui représentent, par leur ensemble, l'autre partie du mésoderme. Enfin, le cœlome ainsi circonscrit provient du blastocœle et non pas de l'entéron ; il équivaut au blastocœle conservé en sa place, et pourvu, grâce à cet endothélium péritonéal, de parois propres.

Formation de la larve. — L'embryon muni de ses trois feuillets se perfectionne ; il devient une larve Actinotroque, capable de se mouvoir par elle-même, de s'alimenter, de remplir toutes ses fonctions vitales. Il produit un lobe préoral ; il amplifie, à cet effet, la région de son corps qui précède l'entéropore. Il l'augmente de manière à la placer devant cet orifice, et à ménager un vestibule, où l'eau du dehors pénètre, en entraînant les particules nutritives, pour arriver jusqu'à ce dernier. Il engendre au niveau de l'entéropore, une large bande vibratile, circulaire, qui forme une couronne orale. Il donne naissance, un peu plus tard, à une seconde couronne vibratile, située dans la partie postérieure de l'économie. Il complète ces appendices extérieurs par la production des tentacules, qui s'irradient autour du corps, et s'attachent à lui dans la zone la plus large.

Les tentacules dérivent de la paroi du corps. Leur substance se compose seulement de l'ectoderme et de la soma-

topleure, qui se surélèvent en baguettes cylindriques. Ils sont placés en arrière de la couronne orale ; ils cerclent la larve suivant une ligne oblique ; les premiers façonnés naissent sur la face ventrale du corps, assez loin de la précédente couronne vibratile. Ces faits s'accordent peu avec l'opinion des auteurs qui voudraient prendre le faisceau tentaculaire de l'Actinotroque pour une modification de la couronne orale. Dans la réalité, les connexions génétiques, s'il y en a, sont de minime importance. Le bord postérieur de cette couronne est seul pris dans l'exhaussement qui conduit à la production des tentacules ; encore cela ne se passe-t-il que pour les tentacules dorsaux, les derniers apparus. A mon sens, ce faisceau de tentacules rayonnants correspond plutôt à une formation nouvelle. La couronne orale s'amoindrit au fur et à mesure de la genèse du lobe préoral ; elle se localise sur les parois du vestibule. Pour conserver l'équilibre du corps, et son centre de gravité, l'organisme s'élargit loin de la bouche, en arrière de l'entrée vestibulaire. C'est dans cette zone plus large que les tentacules prennent naissance, par une continuation partielle du mouvement d'amplification. Ces appendices servent à la manière de balanciers, ils soutiennent la larve dans l'eau.

L'Actinotroque possède un système nerveux. Celui-ci consiste en un réseau sous-ectodermique, engendré par le feuillet extérieur. En deux points seulement, les cellules de l'ectoderme se modifient pour revêtir franchement l'aspect d'éléments épithélio-nerveux : dans la plaque céphalique et dans la plaque médullaire. Ces deux parties constituent donc les centres nerveux de la larve. La plaque médullaire est la moins complexe : ventrale, médiane, étendue suivant l'axe longitudinal, commençant sur la bouche pour aller vers l'arrière, partiellement infléchie en sillon, son réseau fibrillaire n'offre aucune particularité complémentaire. Il n'en est pas de même pour la plaque céphalique. Celle-ci, au sommet du lobe préoral, augmente son réseau sous-jacent, et le convertit en une lame épaisse de subs-

tance fibrillaire, étroitement liée à l'épithélium superficiel.

L'entéron de la gastrule persiste chez la larve. Il s'amplifie, et constitue la part moyenne de l'appareil digestif ; sa zone ventrale et antérieure se prolonge en un diverticule dont les cellules deviennent vacuolaires. Il s'annexe un stoméon et un proctéon (*stomodæum* et *proctodæum* des auteurs). Une involution ectodermique assez courte refoule l'entéropore dans sa cavité ; ce stoméon devient l'œsophage ; son ouverture extérieure, placée au fond du vestibule, est la bouche définitive. Une autre dépression ectodermique, plus longue et plus étroite, se produit sur l'extrémité postérieure du corps. C'est le proctéon. Il donne le rectum, après s'être uni, au préalable, à l'entéron. Le tube digestif possède ainsi deux orifices diamétralement opposés : l'anus postérieur, qui est une formation nouvelle ; la bouche antérieure, voisine de l'entéropore, ayant pris sa place, et pouvant être considérée comme sa persistance fonctionnelle.

L'Actinotroque contient un cœlome spacieux. Celui-ci n'est autre que le blastocœle amplifié. D'abord privé de parois propres, compris entre l'ectoderme et l'endoderme, il ne tarde pas à se circonscrire par la somatopleure et la splanchnopleure, de provenance mésodermique. Il contient des brides mésentériques, et de nombreux éléments figurés. Quelques-unes de ces brides délimitent des lacunes, des ébauches vasculaires, directement engendrées aux dépens de la cavité cœlomique, par son cloisonnement. La somatopleure produit, au niveau de l'œsophage, les rudiments de deux néphridies, privées de canaux et incapables de fonctionner encore.

L'Actinotroque est alors complète, en tant que première forme de l'individu. Elle façonne, au détriment de sa face ventrale, la poche métasomique, c'est-à-dire la paroi du corps de la seconde forme. C'est le supplément qu'elle ajoute à son organisme, pour préparer la métamorphose et la venue du Phoronis.

III. Production de la seconde forme (jeune Phoronis). — La métamorphose de l'Actinotroque en Phoronis comprend plusieurs phénomènes : l'évagination de la poche métasomique, l'histolyse par phagocytose de plusieurs systèmes, l'histogenèse de nouveaux appareils. Il importe d'examiner, par suite, les trois sortes d'organes : ceux qui se conservent, ceux qui se détruisent, ceux qui sont engendrés, pour comprendre la structure de la seconde forme acquise par l'individu et pour lui comparer celle de la larve.

Organes conservés. — La paroi du corps du Phoronis n'est autre que celle de la poche métasomique de l'Actinotroque. Dans la réalité, elle correspond à un organe nouveau, car elle est surajoutée à l'économie larvaire, et ne lui sert de rien. Seulement son origine précoce, sa situation dans l'intérieur de l'Actinotroque, l'allure qu'elle donne à la métamorphose en se retroussant au dehors, sa grande taille, lui donnent l'apparence d'un organe embryonnaire, qui se conserve en changeant d'aspect. Elle consiste en deux couches de tissus : l'ectoderme au dehors, la somatopleure en dedans. Toutes deux proviennent respectivement de leurs homologues de la paroi du corps larvaire.

Le système digestif persiste en majeure part. Il garde la bouche de l'Actinotroque, son œsophage et son entéron. Il perd par histolyse le rectum et le diverticule ventral ; celui-là dès la métamorphose, celui-ci par la suite. Seulement, cet appareil larvaire ne constitue qu'une moitié de celui de l'adulte. Il lui manque l'intestin efférent, organe nouveau, dont l'ébauche apparaît au moment de la métamorphose.

Le plus grand nombre des éléments mésodermiques de la larve demeurent chez le Phoronis. Les quelques édifications cœlomiques de l'Actinotroque, les brides mésentériques surtout, disparaissent seules par histolyse. Presque tous ces éléments retournent à l'état embryonnaire pendant la métamorphose. Ils produisent ensuite des organes nouveaux. La

cavité cœlomique est gardée en entier; elle se borne à changer de place, à quitter le corps de l'Actinotroque pour entrer dans celui du Phoronis.

Les deux néphridies de la larve sont conservées en leur lieu, aux côtes de l'œsophage, pour devenir celles du Phoronis. Elles se perfectionnent, et se rendent capables de fonctionner. Chacune se creuse d'un canal, qui s'ouvre au dehors.

Organes détruits. — La paroi du corps larvaire se détruit presque en entier. Il ne reste d'elle que l'étroite zone comprise entre la bouche et le cercle tentaculaire; encore cette région diminue-t-elle de dimensions. Tout le reste se détache et manque au Phoronis. Un tel phénomène est précédé par une dégénérescence marquée, qui s'accuse par la chute de la somatopleure dans le cœlome, et par l'amincissement progressif de l'ectoderme. Le lobe préoral et les tentacules tombent, après s'être flétris et plissés, pendant l'évagination de la poche métasomique. La région périanale, comprise entre cette poche et l'extrémité postérieure de la larve, perd sa couronne vibratile; puis elle se rabougrit peu à peu, et s'efface en demeurant attachée à la partie supérieure du corps du Phoronis.

L'appareil digestif perd, par histolyse, le diverticule ventral et le rectum. L'anus larvaire disparaît avec la région où il se trouvait. L'orifice anal du Phoronis équivaut à une formation nouvelle.

Dans le cœlome, les cellules contractiles et les brides mésentériques sont détruites par histolyse. Elles servaient à l'Actinotroque, et ne persistent point chez le Phoronis. Ce dernier possède bien des édifications similaires, plus nombreuses et plus complexes encore, mais il les produit lui-même et ne garde point celles de la larve.

Organes nouveaux. — La paroi du corps du Phoronis peut être considérée comme rentrant dans cette catégorie, car elle n'équivaut point à celle de l'Actinotroque. Elle est produite par cette dernière. Mais sa formation est hâtive,

car l'Actinotroque la possède en entier. Seulement, elle acquiert, au moment de la métamorphose, une situation nouvelle. Au lieu de rester enfermée dans l'économie, son ectoderme en dedans et sa somatopleure en dehors, elle s'étale à l'extérieur en se retournant sur elle-même. Elle place ses couches composantes dans leur position normale, et elle constitue au Phoronis sa paroi du corps entière.

Les tentacules et le lobe préoral de la larve ayant disparu, le Phoronis est obligé de former des appendices nouveaux. Les tentacules sont de deux sortes, au sujet de leur connexion originelle et du moment de leur naissance. Les uns apparaissent les premiers; ils se font à côté et sur la base de chacun des tentacules larvaires, peu avant leur chute; leur nombre est de douze, par suite. Les autres se façonnent plus tard, la métamorphose accomplie, à côté des précédents; ils n'ont, par conséquent, aucune relation avec ceux de l'Actinotroque. L'épistome naît en même temps que les premiers de ceux-ci; il affecte, avec la bouche, les mêmes rapports que l'ancien lobe préoral. Il est plus petit pourtant à son début; il grandit ensuite, de manière à dépasser les dimensions de ce lobe, prises en elles-mêmes. Par rapport au corps entier du Phoronis, sa taille est plus exiguë, de beaucoup, que celle du lobe préoral par rapport au corps de l'Actinotroque.

L'intestin efférent est un organe nouveau. Son ébauche consiste en un cordon massif couché sur l'entéron larvaire, placé sur la ligne médio-dorsale de ce dernier, et donné par sa paroi. Il apparaît un peu avant la métamorphose. Comme l'entéron devient l'intestin afférent, il équivaut à une production de celui-ci. Ses éléments ressemblent à ceux du mésoderme; on les confondrait aisément avec eux, si l'on s'abstenait de suivre avec attention la série des phases successives. Pendant la métamorphose et après elle, il subit des modifications de deux ordres : il se change en un canal; et il s'allonge par ses deux bouts, de manière à devenir aussi long que l'intestin afférent. Son extrémité

inférieure s'unit à celle de ce dernier. Son extrémité supérieure se rapproche de la région correspondante du corps, pour se mettre à côté de l'œsophage, et donner le rectum avec l'anus. Le tube digestif du Phoronis est alors complet. Il comprend deux parties, de provenances différentes : l'intestin afférent, qui dérive de l'entéron gastrulaire (*archenteron* des auteurs); l'intestin efférent, engendré tardivement par le précédent, pour le Phoronis seul. Il est établi ainsi dans son allure définitive.

La cavité cœlomique n'est point nouvelle. Elle répond à celle de l'Actinotroque. Elle a abandonné l'intérieur de cette dernière, pendant la métamorphose, pour passer dans le corps du Phoronis, que donnait la poche métasomique en s'évaginant. Son plasma liquide constitue, du reste, l'agent mécanique de cette évagination. Elle conserve le même volume à peu de chose près, mais elle change de situation; c'est en ce phénomène que la nouveauté consiste pour elle. Elle contient des cellules libres fort nombreuses. Les unes demeurent ainsi, et se maintiennent en qualité de globules du plasma cœlomique. D'autres renforcent et complètent la somatopleure ou la splanchnopleure. D'autres, enfin, contribuent à édifier des appareils : les mésentères et le système sanguin.

Des brides mésentériques se forment rapidement, dès la métamorphose terminée. Elles sont surtout abondantes dans la région antérieure du corps, puis dans la zone dorsale et la zone ventrale de la région postérieure. Elles cloisonnent irrégulièrement le cœlome, et le découpent en spacieuses lacunes. Elles s'anastomosent entre elles; les plus importantes vont de la paroi intestinale à la paroi du corps. Elles se régularisent par la suite, sous l'influence de la symétrie bilatérale. Mais elles conservent toujours leur nature initiale de lames fenêtrées et incomplètes. Ces lames mésentériques, données par la régularisation de brides délimitées dans un mésenchyme, offrent bien, chez le Phoronis et chez les autres animaux qui ont la même

organisation, une disposition précise ; elles se placent sur la ligne médiane, et soutiennent l'intestin dans le cœlome. Cependant, les traces de leur structure initiale se retrouvent, et les séparent des vrais mésentères des mésodermes entérocœliens. Elles sont constituées par l'assemblage de petites bandes anastomosées, laissant des intervalles entre elles. Elles se dissocient souvent vers leurs deux extrémités, et s'y résolvent en paquets irréguliers de brides dirigées en plusieurs sens.

Le système sanguin du Phoronis prend naissance de suite après la métamorphose. Il acquiert d'emblée sa composition élémentaire, et n'a plus qu'à la perfectionner. Il comprend : un vaisseau ventral, longitudinal; un lacis de vaisseaux dorsaux, longitudinaux, unis aux précédents par leurs bouts postérieurs, contre la paroi digestive dans le lieu où elle se recourbe pour passer de l'intestin afférent à l'efférent ; un vaisseau antérieur, annulaire, péri-œsophagien qui envoie des branches dans les tentacules. Ces canaux sanguins répondent à des formations nouvelles, sauf une partie du vaisseau ventral, ébauchée dans l'organisme larvaire, et conservée pendant la métamorphose. Les autres édifications vasculaires de l'Actinotroque se détruisent lors de ce dernier phénomène.

Les vaisseaux sanguins du Phoronis dépendent directement de son cœlome. Ils correspondent à des lacunes délimitées dans la cavité cœlomique, et régularisées. Leurs parois ont la structure et l'aspect de brides mésentériques. Ils renferment des globules, déjà teintés de rouge, tenus en suspension dans un plasma. Ces éléments ont plusieurs origines : la plupart proviennent de globules cœlomiques, pris dans la lacune vasculaire en voie de se cloisonner; d'autres dérivent de la splanchnopleure ou de la paroi du vaisseau. Ces origines s'équivalent, car les unes et les autres de ces matrices dérivent à un égal degré des cellules mésodermiques du cœlome. Il en est de même, du reste, pour les vaisseaux de la larve.

IV. Comparaison des organes de l'Actinotroque a leurs correspondants du Phoronis. — La paroi du corps de l'Actinotroque se compose d'une assise ectodermique, et d'une somatopleure ; elle entoure le cœlome. La disposition et la composition sont semblables chez le Phoronis. L'une est produite par l'autre ; ces deux parois sont homologues par conséquent. Il est seulement entre elles des différences dans l'organisation histologique. L'ectoderme de l'Actinotroque consiste surtout en cellules de soutien et en cellules vibratiles ; celui du Phoronis en cellules de soutien et en cellules à mucus. La somatopleure de la première est formée par une couche endothéliale. Il en est ainsi pour celle du second, à son début ; mais elle se complique par la suite, s'épaissit, et elle donne la musculature pariétale de l'économie.

Les tentacules de l'Actinotroque s'assemblent en une couronne transversale, qui entoure la bouche surplomblée par un lobe préoral. Ceux des Phoronis sont disposés de même, par rapport à la bouche munie de son épistome. La forme générale est seule différente, à cause de la diversité d'allure de la larve et de l'adulte. La couronne tentaculaire du Phoronis circonscrit, par surcroît, l'orifice anal, organe nouveau. La structure et la provenance sont identiques dans les deux cas. Les tentacules de l'une et de l'autre correspondent à des mamelons cylindriques, étirés en hauteur, produits par la paroi du corps, contenant en leur axe un diverticule de la cavité cœlomique et de ses dépendances vasculaires. Cette origine est aussi celle du lobe préoral et celle de l'épistome, étalés en lames épaisses et non pas étendus en baguettes. Les premiers tentacules du Phoronis naissent sur les bases de ceux de l'Actinotroque. L'épistome se développe à l'endroit où s'attachait le lobe préoral, de manière à se laisser envelopper par le cercle tentaculaire. Ces deux sortes d'appendices de la larve et de l'adulte sont homologues par suite.

On est alors en droit de se demander la raison de la

chute des appendices larvaires. Pourquoi ne demeurent-ils point, au moment de la métamorphose, pour persister chez le Phoronis? Pourquoi tombent-ils, et cèdent-ils la place à leurs homologues, que l'organisme doit façonner à nouveau? La cause en est, d'abord, dans leur différenciation. Les cellules de leurs assises composantes se sont modifiées pour accomplir les fonctions qui leur incombent. La plupart d'entre elles ont perdu, de ce fait, leur capacité de multiplication. Les appareils qu'elles constituent ne peuvent plus grandir. Aussi disparaissent-ils pour se faire remplacer par d'autres semblables à eux. Du reste, dans le cas particulier du Phoronis, cette chute n'a aucune importance. Ces animaux, soumis à des conditions défavorables, perdent aisément leur panache tentaculaire et leur épistome ; ils les laissent dégénérer, et se détacher. Après quoi, ils les reforment et les régénèrent. La disparition des appendices de l'Actinotroque est un phénomène du même ordre ; elle n'a pas d'autre valeur. Elle consiste en une application précoce de cette faculté. Ensuite, la métamorphose répond, pour la paroi du corps de la larve, à une condition fâcheuse, puisque cette paroi dégénère au préalable ; aussi ses annexes extérieures tombent-elles. La production nouvelle des tentacules et de l'épistome équivaut à une régénération. Cette renaissance s'accomplit de façon à conserver les homologies des assises. L'ectoderme donne la couche ectodermique, et le cœlome avec le mésoderme façonnent la cavité axiale avec ses diverses parties.

Le système nerveux de l'Actinotroque se compose d'un réseau fibrillaire sous-ectodermique, d'une plaque médullaire, et d'une plaque céphalique. Chacune de ces deux dernières consiste en un groupe de cellules épithélio-nerveuses formé par l'ectoderme. C'est l'ectoderme qui donne naissance à tout l'appareil. Il en est de même pour le Phoronis, si l'on en juge d'après les étroites connexions de son système nerveux avec l'assise ectodermique. Cette homologie est la seule. Les plaques céphalique et médullaire de l'Actino-

troque disparaissent au cours de la métamorphose. Le petit ganglion du Phoronis équivaut à un organe nouveau, bien qu'il provienne de l'ectoderme, comme la plaque céphalique de la larve. La région où il apparaît correspond sensiblement, ou peu s'en faut, à celle qu'occupe cette dernière. Il naît entre la bouche et l'anus, non loin de la base de l'épistome. Or, la plaque céphalique est fréquemment rejetée sur la face dorsale du lobe préoral de l'Actinotroque, et sous la base de cet appendice. Les deux zones sont presque identiques. En outre, lors des phénomènes de dégénérescence et de chute que les Phoronis subissent, au cas de conditions défavorables des milieux, dans la partie antérieure de leur corps, le ganglion cérébral tombe avec les tentacules. Il se régénère par la suite. Le fait est ici du même ordre. Aussi est-on en droit, bien qu'il n'y ait pas continuité directe entre la plaque céphalique de la larve et le ganglion cérébral de l'adulte, de considérer celui-ci comme équivalent à celle-là, de toutes les manières.

L'opposition entre l'Actinotroque et le Phoronis est surtout grande au sujet du tube digestif. Pourtant, presque toutes les parties se correspondent. La bouche, l'œsophage sont conservés tels quels. L'entéron persiste; il s'allonge pour devenir l'intestin afférent. Il produit, en bourgeonnant sur sa face médio-dorsale, un cordon de prolifération qui se convertit en intestin efférent ; donc ce dernier est de provenance endodermique. Seuls, le rectum et l'anus de l'Actinotroque disparaissent. L'adulte est obligé de refaire ces appareils dans leur situation définitive, à côté de l'œsophage et de la bouche. Je n'ai pas eu l'occasion de voir leur origine. Il est probable, cependant, qu'ils dérivent de l'ectoderme, grâce à une dépression qui s'enfonce à la rencontre de l'intestin efférent. On ne peut affirmer la chose. La réalité s'impose néanmoins, en tenant compte à la fois de la structure des zones péri-anales du Phoronis, et de l'habituelle provenance ectodermique, chez les animaux, de cette portion du canal alimentaire.

Le cœlome de l'Actinotroque et celui du Phoronis ne constituent qu'une seule et même formation. Le second n'est autre que la persistance directe du premier, qui se déplace pendant l'évagination du métasome. Seulement, sa complexité devient plus grande. Sa somatopleure donne des assises musculaires. Sa cavité se différencie partiellement, pour engendrer un système de canaux sanguins, bien endigués, munis de parois propres. Quelques-unes de ses brides mésentériques s'élargissent et se régularisent. Les phénomènes de cette complication ne modifient pas l'homologie essentielle.

Les néphridies du Phoronis répondent à celles de l'Actinotroque conservées en leur place, et mises d'emblée dans leur situation finale. L'évolution embryonnaire des Phoronidiens est remarquable à cet égard; elle s'écarte de celle des animaux les plus voisins, munis comme eux de larves du type Trochophore. D'ordinaire, les néphridies naissent à côté de l'anus, et elles le suivent dans ses déplacements. C'est la règle habituelle. Les Phoronidiens lui font exception. La raison en est dans la destruction, au cours de la métamorphose, de la partie postérieure du corps de l'Actinotroque. Cette disparition ne s'accomplit point chez les Trochophores normales. Si les néphridies étaient placées non loin de l'anus, elles dégénéreraient avec les zones environnantes : l'adulte serait tenu d'en faire de nouvelles. Or, comme elles ne servent pas à l'Actinotroque, puisqu'elles manquent de canal et d'orifice extérieur, puisque le Phoronis est seul à les utiliser, elles apparaissent dans les lieux où elles se trouvent chez le Phoronis, c'est-à-dire à côté de l'œsophage et du futur rectum.

En *résumé*, les organes de la larve et leurs correspondants de l'adulte sont homologues. Il était nécessaire d'établir ce fait, à cause des phases d'histolyse et d'histogenèse, qui accompagnent la métamorphose, et la suivent. Il convenait de montrer que les deux formes de l'individu, malgré les destructions et les régénérations, se correspondent entiè-

rement. L'utilité de cette démonstration dépasse le cas particulier des Phoronidiens, pour s'adresser à un groupe voisin, celui des Bryozoaires. Ces êtres subissent aussi, pendant leur évolution embryonnaire, des phénomènes d'histolyse et d'histogenèse. Plusieurs auteurs récents ont conclu, d'après leurs recherches, à une absence d'homologie entre les organes correspondants. Ce n'est point ici le lieu de discuter leurs opinions. Je tiens, cependant, à faire remarquer la constance de l'homologie chez les Phoronidiens. En suivant pas à pas la série des étapes du développement, on s'aperçoit que cette identité d'origine aux dépens des feuillets ne disparaît point. Des ressemblances de formes, dans les éléments des tissus, peuvent parfois induire en erreur ; mais un examen attentif indique la réalité. Peut-être en est-il de même pour les Bryozoaires, à la condition d'étudier toutes les phases successives, de voir exactement comment les choses se passent, et de ne point prendre de simples rapports fortuits de contiguité pour des relations d'origine. L'histolyse est plus complète chez eux que dans l'organisme des Phoronidiens. L'histogenèse nécessite un plus grand travail, une régénération plus profonde. Mais il serait étonnant que l'une et l'autre diffèrent ainsi, chez des animaux aussi proches.

CHAPITRE II

MÉTAMORPHOSE DES PHORONIDIENS

La description de cette métamorphose est faite dans la première partie de ce travail. Il suffit de rappeler ici sa brève durée, les phénomènes d'histolyse et d'histogenèse qui l'accompagnent. Il reste à examiner le moment où elle s'accomplit, à comprendre sa vraie nature, et à en rechercher les causes immédiates.

I. Moment de la métamorphose. — Ce moment dépend

de deux faits : la structure de l'Actinotroque, et l'action des milieux extérieurs. Il est constant quant à la structure. Lorsque l'Actinotroque a donné toute son élongation à la poche métasomique, l'état critique est arrivé. La paroi de son corps commence à dégénérer, à s'amincir, à se rétracter ; l'évagination de la poche suit, et les phénomènes de la métamorphose surviennent à leur tour. Il est variable quant à l'influence du milieu. L'Actinotroque peut se maintenir à cet état critique ; elle continue à nager, et reste à la surface de la mer. Elle se modifie quand elle rencontre une eau plus calme, plus confinée, quand elle se bute à des objets capables de lui servir de supports. La notion importante tient ici à la constance du moment par rapport à une organisation déterminée de la larve.

Toutes les larves que j'ai examinées avaient la même structure, décrite dans la première partie. Cette structure est aussi celles des larves étudiées à Naples par Metschnikoff. Elle diffère de celle des Actinotroques trouvées dans l'océan Atlantique, dans la mer du Nord, et dans les mers qui en dépendent. Celles-ci, à en juger d'après la description des auteurs, sont plus complexes. Leur corps est plus long, leurs tentacules sont plus nombreux, leurs ébauches vasculaires plus grandes et plus régulières, le diverticule ventral de leur entéron est dédoublé. Il existe par conséquent deux formes d'Actinotroques, l'une océanienne, l'autre méditerranéenne. Il est permis, pour mieux les distinguer, de leur donner des noms. J'appellerai la première, plus compliquée : Actinotroque de Müller (*A. Mülleri*); et la seconde, plus simple, Actinotroque de Metschnikoff (*A. Metschnikowi*). Ces deux auteurs sont ceux qui ont trouvé ces deux types larvaires.

Schneider (1862) décrit, en la nommant *Actinotrocha pallida*, une larve munie de douze petits tentacules ; la brièveté de ces appendices force à penser qu'il s'agit d'une *A. Mülleri* dont les tentacules ne sont pas encore complets. De même l'*Actinotrocha ornata*, signalée par Leuckart (1867), n'est autre qu'une *A. Metschnikowi* pourvue de taches

pigmentaires grandes et régulières, comme cela se voit assez souvent. En somme, d'après les documents acquis, on ne connaît dans la nature que deux sortes différentes d'Actinotroques ; et celles-là existent réellement, sont vraiment distinctes l'une de l'autre.

Deux questions se posent alors. Ces différences larvaires ne concordent-elles pas avec de profondes différences spécifiques des adultes ? Sont-elles essentielles, ou simplement adaptatives, *A. Mülleri* n'étant qu'une *A. Metschnikowi* plus âgée, partant plus complexe?

A ce qu'il semble, la réponse à la première question doit être négative. La Méditerranée contient au moins deux espèces de Phoronis : *Ph. hippocrepis* Whrigt (*Ph. Kowalerskyi* Caldwell), et *Ph. Sabatieri* Roule (? *Ph. psammophila* Cori). Pourtant elle ne renferme qu'une seule sorte d'Actinotroque, l'*A. Metschnikowi*, qui subit la métamorphose lorsqu'elle possède douze tentacules. L'espèce du Phoronis qui habite la Manche, la mer du Nord, les régions voisines, est *Ph. hippocrepis* ; pourtant ces mers possèdent l'*A. Mülleri*, et non l'*A. Metschnikowi*, que cette espèce donne dans la Méditerranée. Wilson a trouvé, dans la baie de Chesapeake, les deux formes côte à côte, mais il ne signale point l'espèce, ou les espèces correspondantes, du Phoronis adulte. Pour s'en tenir à l'Europe, il paraît bien que les différences larvaires sont indépendantes des ressemblances ou des dissemblances des générateurs. Elles dépendent des milieux. L'une des formes appartient à la Méditerranée, l'autre à l'Océan.

Plusieurs auteurs admettent que le *Phoronis hippocrepis* Whrigt (Océan) est distinct, spécifiquement, du *Ph. Kowalevskyi* Caldwell (Méditerranée.) Même en ce cas, la conclusion précédente s'impose. Les différences entre les espèces adultes sont minimes, de beaucoup inférieures, toutes proportions gardées, à celles de leurs larves. Les dissemblances entre les deux sortes d'Actinotroques dépendent surtout des circonstances extérieures, des régions où elles se trouvent.

La seconde question est plus facile à traiter. A mon avis, l'*A. Mülleri* ne correspond pas à l'*A. Metschnikowi* plus âgée, capable de pousser plus loin son évolution particulière ; les conditions de la vie pélagique de l'Océan favorisant ce progrès dans le développement, alors qu'elle l'empêcherait dans la Méditerranée. Mes raisons sont les suivantes. J'ai vu d'assez nombreuses métamorphoses de l'Actinotroque méditerranéenne ; toujours le changement s'accomplit sur des larves munies de douze tentacules, et non davantage. Je n'ai jamais rencontré de larves semblables à celles de Müller. Les observations faites à Naples par Metschnikoff concordent avec les miennes. En revanche, les Actinotroques de l'Océan, décrites par les auteurs, appartiennent toutes, lorsqu'elles sont complètes, au type de Müller. Il semble donc que ces deux formes soient distinctes, et que la plus simple ne puisse devenir semblable à la plus complexe, grâce à une durée plus longue de la vie pélagique, ou à toute autre cause.

Mon raisonnement paraît, pourtant, avoir un côté faible. Wilson a recueilli les deux sortes dans le même endroit (Baie de la Chesapeake). Là, les conditions extérieures sont uniformes, et cependant toutes deux s'y présentent. Je ferai remarquer, à cet égard, que Wilson n'a pas trouvé d'intermédiaire entre l'une et l'autre. Chacune subit sa métamorphose à son moment déterminé. La constance du rapport de ce moment avec la structure ne varie point. Or, c'est le contraire qui se passerait dans le cas où le type complexe proviendrait du type plus simple ; à dater de l'état d'*A. Metschnikowi*, les larves devraient se transformer en Phoronis. Cela n'arrive point. Wilson a grand soin de distinguer entre les deux formes. Le fait curieux tient, ici, à leur présence simultanée dans un même lieu, opposée à leur séparation dans les mers européennes. Y-a-t-il eu rencontre fortuite de deux essaims de larves, venus de localités fort éloignées, et transportés par les courants marins dans un endroit commun? Par contre, est-ce une association permanente, offerte par les Phoronis des côtes améri-

caines, grâce à des influences inconnues, et que les espèces d'Europe n'offrent point? Il est impossible de décider.

En tous cas, les données suivantes, qui s'appliquent seulement aux Phoronidiens des mers de l'Europe, paraissent probables; car elles découlent de la moyenne des faits observés.

1° Il existe deux formes d'Actinotroques : l'une simple (*A. Metschnikowi*), confinée dans la Méditerranée ; l'autre plus complexe (*A. Mülleri*), spéciale à l'Océan.

2° Ces deux formes sont distinctes dans le temps comme elles le sont dans l'espace. Les représentants de la première ne poursuivent point leur évolution jusqu'à ressembler à ceux de la seconde.

3° Chacune d'elles subit sa métamorphose à un moment déterminé, constant quant à sa structure. L'*A. Metschnikowi* n'a que douze tentacules, lorsqu'elle se transforme ; *A. Mülleri* vingt-quatre, et parfois davantage.

4° Ces différences larvaires sont indépendantes des dissemblances spécifiques. Les deux espèces méditerranéennes de Phoronis ont également *A. Metschnikowi* comme larve, alors que l'espèce océanienne, fort voisine de l'une des précédentes si elle ne lui correspond pas, a pour larve *A. Mülleri*.

Ces faits ont une certaine importance, au sujet de la notion qu'il convient d'avoir du groupe des Phoronidiens. Ces êtres sont très disséminés ; on les rencontre assemblés en grand nombre dans des localités fort éloignées les unes des autres. Chacun d'eux passe, dans le cours de sa vie, par deux formes successives : celle d'Actinotroque, larvaire et transitoire ; celle de Phoronis, adulte et plus durable. Les adultes connus appartiennent à plusieurs espèces. Celles dont les Actinotroques ont été trouvées sont très voisines ; leurs dissemblances spécifiques sont minimes. En revanche, leurs larves composent deux espèces, relativement très différentes. L'opposition entre les deux sortes de larves est supérieure de beaucoup à celle qui existe entre les espèces

des adultes. De plus, deux espèces d'adultes, habitant la même mer, donnent des Actinotroques d'un seul type.

En se représentant, d'après ces faits, l'évolution des Phoronidiens, on en vient à considérer comme probables les hypothèses généalogiques suivantes :

1° Les Actinotroques, formes libres de l'individu, ont évolué plus rapidement et plus complètement que les adultes, fixés dans leurs tubes.

2° Les Actinotroques de la Méditerranée ont évolué à l'écart de celles de l'Océan. Ces dernières sont parvenues à acquérir une structure plus complexe que les premières ; celles-ci sont restées stationnaires.

3° L'Actinotroque de la Méditerranée était déjà fixée dans sa forme, lorsque les deux espèces d'adultes de cette mer se sont séparées l'une de l'autre. Aussi ces dernières ont-elles un commun type larvaire.

Les Phoronidiens offrent donc un nouvel exemple d'animaux qui subissent deux évolutions parallèles, consécutives à deux adaptations distinctes : celle de la larve, et celle de l'adulte. Ils présentent par surcroît un phénomène complémentaire : les modifications subies par les larves ont entraîné chez elles, à cause de leur vie libre, des différences supérieures à celles qui se sont établies entre les adultes.

II. Nature de la métamorphose. — Les considérations précédentes conduisent à la connaissance plus complète de la nature propre à l'Actinotroque et à sa métamorphose.

Les deux formes de l'individu, celle d'Actinotroque et celle de Phoronis, sont très dissemblables. Leur opposition concorde avec celle des conditions de leur vie. L'Actinotroque nage dans la mer, son organisme se dispose en conséquence. Le Phoronis habite un tube qu'il attache à un support; son économie s'établit suivant cette manière de vivre. Il est inutile de détailler le parallèle à cet égard. Il suffit de comparer la structure de l'une à celle de l'autre, exposées toutes deux dans la première partie de ce mé-

moire, pour se rendre compte de leur différence. Celle-ci existe, à cause de la dissemblance des circonstances extérieures. La première est liée à la seconde d'une façon si étroite, qu'il est permis d'y voir une relation de cause à effet. La différence des formes résulte de celle des adaptations.

L'Actinotroque se convertit rapidement en Phoronis ; les principaux phénomènes de la métamorphose, notamment l'évagination de la poche métasomique, durent quelques minutes à peine. Cette rapidité est indispensable ; et Wilson l'a déjà fait remarquer. Pendant la destruction de la majeure part du corps larvaire, l'individu est dans l'impossibilité de remplir ses fonctions vitales. Il ne nage plus, ou ne se déplace qu'avec peine, et il n'a pas encore de tube protecteur. Ses tentacules sont tombés. Son rectum et son anus se ferment. Le passage d'une organisation à l'autre est une époque défavorable. Plus court est le temps que l'animal y consacre, plus grand est l'avantage. Aussi ce changement s'effectue avec hâte.

Pendant la métamorphose, plusieurs des organes et des tissus de l'Actinotroque se détruisent par histolyse pour se régénérer sous un nouvel aspect. Ce phénomène, également, est indispensable. Ces appareils sont différenciés ; ils servent à la larve ; leurs cellules ont perdu toute capacité de multiplication, ou l'ont fortement amoindrie. Ils doivent posséder, dans le corps de l'adulte, une allure et une complexité qu'ils n'ont pas chez l'Actinotroque. Leur remaniement direct, s'ils persistaient, serait pour l'économie un travail long et difficile. Il vaut mieux qu'ils disparaissent, et que leurs cellules se dissocient pour retourner à l'état embryonnaire. Elles s'assemblent à nouveau, avec leur structure définitive, dans la place qu'elles occupent chez les Phoronis.

En somme, l'Actinotroque passe, pendant sa métamorphose, par un véritable état de pupe. Avec plus de simplicité, elle subit les mêmes phénomènes de transformations

rapides, d'histolyse et d'histogenèse, que les pupes des Insectes. Les faits qu'elle présente sont du même ordre; ils ont la même signification biologique.

Quelle est la valeur réelle, la nature fondamentale d'une larve ainsi constituée, pourvue d'une semblable métamorphose? Doit-on considérer l'Actinotroque comme une larve essentielle, ou comme un embryon libre, spécialement modifié par ses adaptations particulières? La réponse, après les conclusions précédentes, n'est pas douteuse. L'Actinotroque a une organisation propre. Elle possède bien les ébauches des appareils du Phoronis, mais elle leur ajoute des caractères qui n'appartiennent qu'à elle.

Les auteurs emploient deux qualificatifs pour désigner les deux sortes de larves, ainsi distinguées : primaire et secondaire. Les larves primaires font partie de l'évolution normale ; elles rappellent dans l'ontogénie actuelle la généalogie ancestrale, et rien de plus. Les larves secondaires, comme l'indique leur nom, ajoutent à la récapitulation généalogique diverses particularités adaptatives. Il me répugne d'utiliser, dans une discussion de phénomènes objectifs, des mots qui préjugent l'opinion toute subjective que l'on a sur eux. Le concept de la généalogie des êtres découle de la représentation des faits; on ne doit pas le placer devant comme hypothèse, ou l'y mêler comme moyen. Je préfère me servir de termes qui se bornent à indiquer des choses réelles. Les larves, qui grandissent et se perfectionnent sans perdre aucune de leurs parties, sont pour moi des *larves essentielles*. Celles qui possèdent des organes spéciaux, que l'adulte n'a point, sont des *larves épigénétiques*. Leurs appareils concordent avec leurs adaptations particulières; ils disparaissent au cours de l'évolution embryonnaire, et ne persistent point dans le corps de l'individu achevé.

L'Actinotroque est une larve épigénétique. Sa métamorphose, son histolyse, la chute de ses appendices extérieurs, la production du métasome sous la forme d'une poche qui se dévagine par la suite, le prouvent d'une manière suffisante.

Un autre fait le démontre aussi : l'existence, dans la nature actuelle, de deux sortes de ces larves, plus distinctes l'une de l'autre que ne le sont les adultes correspondants.

Il est permis, dès lors, d'appliquer au concept de la généalogie des Phoronidiens les notions acquises sur la nature épigénétique de leurs larves, et sur la valeur de leurs métamorphoses. L'Actinotroque ne représente pas, avec exactitude, les traits de l'ancêtre des Phoronidiens d'aujourd'hui ; elle n'en est pas un portrait fidèle. A son organisation essentielle et héréditaire, elle ajoute plusieurs dispositions particulières, qui concordent avec son adaptation à la vie libre. Cette dernière étant connue, il est possible, peut-être, de pressentir la forme probable de l'ancêtre.

L'Actinotroque nage dans l'eau ; elle est obligée de se maintenir à la surface de la mer. Les tentacules, couverts de cils vibratiles, lui servent à la fois de balanciers pour rester en équilibre, et d'appareils locomoteurs. Son lobe préoral, en délimitant un spacieux vestibule au devant de la bouche, facilite l'entrée de l'eau et des particules alimentaires dans le tube digestif. Le métasome, c'est-à-dire la paroi du corps du Phoronis, prend naissance d'une façon précoce. S'il se développait en dehors, dans la situation où il sera plus tard, il alourdirait la larve, et changerait la place de son centre de gravité. Il rendrait la natation plus difficile, et même l'empêcherait entièrement. Aussi s'enfonce-t-il dans l'économie larvaire, et y parvient-il, en se plissant et occupant le moins de place possible, aux dimensions qu'ils possède après la métamorphose. Sa présence sous cet aspect entraîne la persistance du tube digestif de l'Actinotroque dans son allure rectiligne. Ce canal ne peut pas se couder progressivement, l'anus ne peut se déplacer directement avec la région qui l'entoure, car cette migration est empêchée par le métasome invaginé. Toutes ces conformations proviennent les unes des autres, et s'enchaî-

nent. Elles résultent toutes de la nécessité, pour l'Actinotroque, de flotter et de se maintenir dans l'eau.

Si cette nécessité n'existait pas, si une telle adaptation manquait, si l'embryon se plaçait d'emblée dans la situation où il se trouve de suite après la métamorphose, ces dispositions seraient inutiles. L'embryon, au lieu de nager. s'attacherait à un support, comme il le fait dès la métamorphose accomplie. Faisant alors abstraction de l'adaptation propre à l'Actinotroque, et de ses conséquences, il est possible de concevoir, par à peu près, l'organisation de cet embryon hypothétique. Celui-ci rappellerait, mieux que l'Actinotroque, l'ancêtre des Phoronidiens, car il serait privé des caractères épigénétiques. Son métasome, au lieu de s'invaginer dans le corps pour se dévaginer ensuite, s'étalerait à l'extérieur en grandissant peu à peu. Il prendrait progressivement une importance, une taille, toujours plus fortes. L'intestin se couderait à mesure, et pénétrerait dans sa cavité interne. L'accroissement de l'organisme se produisant surtout par cette zone métasomique, l'anus, tout en gardant sa place, paraîtrait de plus en plus proche de l'orifice buccal. Celui-ci, couvert du lobe préoral, entouré de tentacules, constituerait, avec ses appendices, un complexe situé sur la région supérieure du corps. En somme, cet embryon ressemblerait à un jeune Phoronis, mais plus court, gardant ses tentacules et son lobe préoral, ne subissant aucune histolyse, donnant son intestin par incurvation et non par le bourgeonnement d'une de ses moitiés. Par son aspect, par sa structure, il serait identique, ou peu s'en faudrait, à un Bryozoaire Ptérobranche, dont les tentacules s'inséreraient directement sur l'extrémité supérieure de l'économie.

Cet organisme est hypothétique. Son existence ancienne est probable cependant. En réfléchissant aux conséquences qu'entraînerait, dans l'évolution embryonnaire des Phoronidiens, le défaut d'une adaptation au pélagisme, en appliquant d'emblée les conditions nécessitées par le mode de

vie du jeune Phoronis, on aboutit à sa conception dans l'allure que je viens de lui donner. Sa ressemblance avec les Ptérobranches corrobore, par surcroît, cette opinion. C'est ainsi, sans doute, qu'il convient de se représenter l'ancêtre des Phoronidiens, apparenté de près aux Bryozoaires. L'Actinotroque actuelle est une larve épigénétique, introduite après coup dans le développement de l'individu, et se prêtant à des modifications qui lui sont propres. Cette conformation supplémentaire consiste en l'assemblage de plusieurs qualités nouvelles : l'invagination de la future paroi du corps; le défaut de recourbement de l'intestin; les phénomènes d'histolyse et d'histogenèse; enfin la production hâtive de grands appendices, tentacules et épistome (lobe préoral), qui servent à la larve pour son état particulier, après quoi ils tombent pour se régénérer sous leur forme définitive.

III. Causes de la métamorphose. — Plusieurs autres questions se posent alors, afin d'élucider ce qui a trait à la connaissance approfondie du développement embryonnaire des Phoronidiens. Pourquoi une telle larve ainsi adaptée à la vie pélagique? Le mécanisme de sa métamorphose étant élucidé, quelle en est la cause?

La raison d'une semblable adaptation larvaire peut se concevoir. Les adultes sont fixés à demeure; ils habitent leurs tubes, qu'ils attachent à des supports, et ils ne les quittent point. Si les embryons agissaient de même, les générations s'accumuleraient en trop grand nombre, les individus trop resserrés se gêneraient mutuellement. La quantité des substances nécessaires à leur vitalité, fournie par les milieux environnants, deviendrait insuffisante pour chacun d'eux. Cet inconvénient est évité par l'existence pélagique des larves. Les Actinotroques nagent dans l'eau, se laissent prendre par les courants marins, et sont emportées loin de leurs générateurs. Chaque génération d'adultes repousse d'elle la génération de ses descendants,

et l'envoie vers d'autres lieux. La nécessité de cette dissémination est le but de cette adaptation. Les Phoronidiens ressemblent en cela à beaucoup d'autres animaux, fixés comme eux, et munis également de larves. Ces dernières sont chargées de répandre l'espèce sur un espace plus vaste. La dissémination est ici une loi biologique, et c'est par les jeunes qu'elle s'accomplit.

Ainsi, chaque individu, parmi les Phoronidiens, passe par deux formes successives : celle de larve, destinée à la dissémination ; celle de l'adulte, attachée à un support. La larve n'a aucune capacité de multiplication. La reproduction est l'apanage de l'adulte seul ; elle s'effectue strictement par la genèse d'éléments sexuels, et par la fécondation. Les œufs fécondés, issus des Phoronis adultes, ont donc une double évolution. Ils donnent des individus, qui doivent revêtir l'organisation larvaire, avant de posséder celle de leurs générateurs. Il y a en substance, dans chacun des œufs, deux sortes de reports héréditaires : celui qui entraîne la production de l'Actinotroque, et celui qui détermine celle du Phoronis. Toutes deux se succèdent sans se confondre, et toutes deux sont également déposées dans l'œuf par l'organisme du Phoronis achevé, ayant cessé depuis longtemps d'être une Actinotroque.

Ici, les tentatives d'explication sont impuissantes. L'hérédité est le mot par lequel nous exprimons un certain nombre de phénomènes, dont il nous est difficile de pressentir les causes réelles. Les théories ne manquent pas à cet égard. J'ai essayé d'appliquer chacune d'elles à l'histoire du Phoronis, et sans grand succès. Des hypothèses brillantes, et complètes en apparence, croulent dès que l'on essaie de leur faire serrer de près les qualités précises des objets.

Les théories accordant à l'action mécanique des causes externes, ou à la réaction mutuelle des composantes de l'économie, une grande influence dans l'hérédité, ne sont pas acceptables dans le cas particulier des Phoronidiens. Cer-

taines dispositions, offertes par l'embryon, résultent bien de phénomènes de ce genre ; mais elles ont elles-mêmes une cause initiale qui échappe. La blastulation, la gastrulation, la production de l'anus, celle des appendices extérieurs de la larve, sont déterminées peut-être par les réactions des diverses parties de l'organisme vis-à-vis les unes des autres, ou par celles du corps entier envers les milieux environnants. Mais il faudrait savoir, en surplus, la cause de ces réactions, la raison de leur inégalité, et celle de leurs directions différentes. La métamorphose de l'Actinotroque est entraînée par la diminution en surface de la paroi de son corps ; celle-ci presse sur le plasma cœlomique, qui force à s'évaginer la paroi du corps du Phoronis. Cette cause directe de la transformation est toute mécanique ; mais elle a elle-même une cause plus éloignée. Si la paroi du corps larvaire diminue en dimensions, c'est qu'elle dégénère depuis quelque temps. L'atténuation et la perte finale de sa vitalité font qu'elle rapetisse, et qu'elle entraîne, par ricochet, la métamorphose de l'Actinotroque. Il faudrait expliquer cette dégénérescence, antérieure à la transformation. Le changement se prépare avant de s'accomplir. Les circonstances extérieures peuvent avancer ou retarder son moment ; elles n'agissent pas autrement sur lui. Il y a là une qualité propre à la substance vivante de la larve.

Les hypothèses microméristes ne satisfont pas davantage. Les particules, chargées du report héréditaire, sont données par le générateur à ses éléments sexuels. Or, le générateur est un Phoronis ; et l'œuf fécondé se convertit en Actinotroque. En outre, les éléments sexuels du Phoronis apparaissent en lui, alors qu'il est bien affirmé dans sa forme particulière ; leurs ébauches ne se façonnent point dans l'Actinotroque ; celle-ci n'en a aucun vestige. On ne peut comprendre, en ce cas, comment un Phoronis procure à ses œufs les particules qui doivent les faire convertir en Actinotroque, quand lui-même a perdu depuis longtemps son organisation larvaire. La paroi de son premier corps, ses

couronnes vibratiles, son lobe préoral et ses tentacules d'apparition précoce, sa poche métasomique invaginée, ont disparu lorsqu'il donne naissance à ses éléments fécondants. Il faudrait invoquer de nouvelles hypothèses pour expliquer ces phénomènes secondaires. La théorie se complique au point de devenir inacceptable.

La vérité me semble plutôt portée vers les théories chimiques de l'hérédité. Il n'est pas de mise dans un travail qui traite seulement des faits, et de la recherche de leurs causes immédiates, d'examiner et de discuter des hypothèses aussi vastes. Je me permettrai pourtant de remarquer que ces notions, quoique bien vagues encore, concordent le mieux avec les qualités des objets. L'avenir dira où est la réalité.

CHAPITRE III

AFFINITÉS ZOOLOGIQUES DES PHORONIDIENS

Ces affinités peuvent se résumer par les deux propositions suivantes, qu'il suffit d'étendre : les Phoronidiens sont proches voisins des Ptérobranches ; leurs embryons possèdent des particularités que l'on retrouve chez ceux des Vertébrés et des groupes satellites.

I. Les Phoronidiens sont voisins des Ptérobranches. — Cette notion n'est pas nouvelle. Elle s'impose, d'après les recherches faites au cours de ces dernières années. Masterman a contribué pour beaucoup à démontrer son exactitude. Seulement il exagère les ressemblances, et il va les chercher parfois où elles ne sont point. Il compare l'Actinotroque au *Cephalodiscus*, et il trouve des homologies dans plusieurs organes qui n'existent pas, du moins chez les larves des Phoronidiens que j'ai étudiées : le corps divisé en trois régions, une scission correspondante du cœlome en trois parties, la présence d'un neuropore et d'une glande subneu-

rale. Je renvoie, sur ce sujet, à la discussion que j'ai faite, en son lieu, des observations de Masterman (p. 147).

A mon avis, les concordances sont plus simples et plus élémentaires. Les Phoronidiens et les Ptérobranches se rapprochent les uns des autres par : leur habitat dans des tubes que sécrète l'ectoderme; leur bouche munie d'un épistome, celui des Ptérobranches ressemblant de très près au lobe préoral des Actinotroques; la présence d'un cerveau dans la zone basilaire de l'épistome, ou non loin d'elle; l'intestin recourbé en anse, de manière à placer l'orifice anal non loin du buccal; enfin l'existence d'un diverticule, situé dans la région initiale de l'intestin, et dont plusieurs cellules, sinon toutes, subissent la modification vacuolaire. Les différences entre ces deux groupes sont encore nombreuses, malgré ces ressemblances étroites. Les Ptérobranches bourgeonnent; les Phoronidiens sont privés de ce mode reproducteur. Les premiers ont leurs tentacules montés sur des bras; les seconds les insèrent directement sur l'extrémité supérieure du corps. Ceux-là offrent une grande simplicité générale d'organisation; ils étendent en un pédoncule la région inférieure de leur corps ; ils manquent de sang coloré en rouge. Ceux-ci sont plus compliqués; leur corps a le même diamètre sur toute sa longueur; leur sang charrie des globules teintés de rouge par l'hémoglobine ou par une substance voisine d'elle.

Ces divergences ne masquent point, cependant, les homologies primordiales, plus profondes, qui s'établissent entre les deux groupes. Les Ptérobranches possèdent, sous une forme élémentaire, l'organisation des Phoronidiens. Leur structure est édifiée suivant le même plan. Ils rappellent de près l'embryon de ces derniers, tel qu'il serait, si les adaptations particulières de l'Actinotroque ne venaient modifier les dispositions fondamentales de l'économie. Ils jouent, toutes proportions gardées, par rapport au Phoronis, le rôle de l'Amphioxus vis-à-vis des Vertébrés, ou celui des Appendiculaires eu égard aux Tuniciers caducicordes.

Le développement embryonnaire des Ptérobranches n'est pas connu. Mais, en revanche, celui des Bryozoaires Endoproctes et Ectoproctes est élucidé, au moins dans quelques-unes de ses principales modalités. Sa concordance avec celui du Phoronis est frappante. La larve de la Pédicelline, parmi les Endoproctes, subit, après fixation, une rotation des organes internes, qui rappelle le changement de direction offert par le corps du Phoronis pendant la métamorphose. Les larves des Ectoproctes produisent leur métasome par le même procédé que les Actinotroques ; elles commencent par le façonner pendant leur vie libre, en l'enfonçant dans leur économie, puis elles le dévaginent au moment de s'attacher à un support. Cette ressemblance a été signalée à maintes reprises, et par Wilson en premier lieu. Ces embryons présentent des phénomènes d'histolyse comme ceux des Phoronidiens, mais plus précoces encore et plus intenses. Il y a, dans ces faits, des relations communes, qu'il est impossible de méconnaître. Les Phoronidiens d'une part, les Ptérobranches, les Endoproctes, et les Ectoproctes de l'autre, constituent un ensemble d'une seule venue. Les uns sont plus compliqués, les autres plus simples ; mais tous offrent entre eux des liaisons indiscutables.

Les Bryozoaires sont alliés de près aux Brachiopodes. Il est curieux de trouver, dans l'Actinotroque, une certaine affinité avec les larves de plusieurs de ces derniers animaux. Celles-ci possèdent un lobe préoral volumineux en forme de capuchon, comparable à son similaire de celle-là, et le produit de la même manière, aux dépens de la même partie du corps. La concordance ne va guère plus loin, mais il est intéressant de la signaler. D'autre part, les Brachiopodes adultes, avec leurs bras munis de tentacules, avec leur intestin recourbé en anse, se rapprochent des Ptérobranches, et par là des Phoronidiens.

II. Les embryons des Phoronidiens possèdent des caractères que présentent aussi ceux des Vertébrés. — Sidney

F. Harmer, en 1887, dans un appendice à l'étude faite par Mac Intosh d'un Ptérobranche, le *Cephalodiscus dodecalophus* (Report of..... *Challenger*, tome XX), rapproche cet animal des Entéropneustes. En ces dernières années, Masterman revient sur cette opinion de son prédécesseur, insiste sur elle, l'appuie de nouveaux arguments, et l'étend aux Phoronidiens. Ayant reconnu la grande ressemblance des Actinotroques et des Ptérobranches, il considère les Phoronidiens comme voisins des Entéropneustes. Ses vues à cet égard se résument, du reste, dans son essai de classification. Il place les Phoronidiens et les Ptérobranches dans une même classe, celle des *Diplochordés*. Il joint ces Diplochordés aux Entéropneustes, ou Hémichordés, pour en faire un groupe, celui des *Archichordés*, qu'il met à la base de la série des Tuniciers et des Vertébrés, ou des Chordés véritables (*Euchordés*).

Les caractères choisis pour donner ces noms sont tirés de la notocorde. Cet appareil, chez les Diplochordés (sauf les *Rhabdopleura*), existe pendant toute la vie (*Cephalodiscus*), ou seulement dans l'organisme embryonnaire (*Phoronis*) ; il consiste, lorsqu'il est présent, en deux masses de cellules vacuolaires, latérales et symétriques, développées dans la paroi de cette expansion intestinale que je nomme le diverticule ventral. La notocorde des Hémichordés est courte également, mais impaire et médiane. Enfin celle des Euchordés, encore impaire et médiane, possède une plus grande longueur que chez les précédents. D'après Masterman, la dualité des rudiments notocordaux, telle que les Diplochordés la possèdent, correspond à l'état primitif. L'unité de cet élément, dans les autres groupes, dérive d'elle, par la jonction des deux composantes sur la ligne médiane.

Je ne puis accepter l'avis de Masterman. Mes recherches me portent à considérer comme inexactes ses comparaisons et ses assimilations.

Tout d'abord, le terme *Diplochordés* n'exprime pas les qualités réelles des objets. Le diverticule intestinal,

dans les Actinotroques de la Méditerranée, est unique, simple, médian et impair. Toutes ses cellules offrent les mêmes dispositions ; elles subissent également la modification vacuolaire. La notocorde, par suite, est faite comme son homologue des Hémichordés et des Euchordés. L'expression *Diplochordé* ne se justifie pas ; au contraire. Bien plus, d'après les études de Masterman sur le *Cephalodiscus*, cet animal me paraît avoir un diverticule semblable à celui des Actinotroques, ventral et impair. Il n'est de différence que dans la situation des cellules vacuolaires ; elles manquent à la ligne médiane, et se développent seulement sur les parties latérales de cet appendice.

Ensuite, Masterman rapproche indirectement les Phoronidiens des Tuniciers et des Vertébrés. Il commence par les comparer aux Entéropneustes ; puis, admettant que ces derniers sont voisins des Tuniciers et des Vertébrés, il conclut en faisant des Phoronidiens, alliés aux Ptérobranches, la base de la série des Chordés. Or, à mon sens, il n'est aucune ressemblance entre les Phoronidiens et les Entéropneustes, soit à l'état adulte, soit sous la forme embryonnaire. C'est le seul point qu'il importe de discuter ici, dans un travail sur l'Actinotroque. Je laisse de côté les assimilations entre les Entéropneustes et les Vertébrés, encore soumises aux controverses, admises par les uns et repoussées par les autres.

La comparaison des Phoronidiens aux Entéropneustes porte, non pas sur les adultes, qui sont fort différents, mais sur les larves. Les Actinotroques, suivant Masterman, possèdent en plus simple le plan organique des Entéropneustes. Je fais à cette assertion deux sortes d'objections : les unes détaillées, tenant à l'opposition manifeste entre ces derniers animaux et les Actinotroques de la Méditerranée ; les autres générales, touchant, à la fois, aux Phoronidiens entiers et aux Ptérobranches.

Je me suis expliqué déjà, dans la partie descriptive de ce travail (page 147 et suiv.), sur les objections de la première

catégorie. Il est superflu d'insister à nouveau. Il n'est, à mon sens, aucune corcordance entre l'organisme d'une Actinotroque et celui d'un Entéropneuste. Le premier n'est pas divisé en trois parties : trompe, collier, tronc ; ou protomère, mésomère, et métamère. Son lobe préoral en capuchon n'est pas comparable à une trompe de Balanoglosse. Tout collier lui fait défaut. Il ne possède point de centre nerveux dorsal, muni d'un neuropore. Il n'a pas de glande subneurale. Sa cavité cœlomique est simple, entière ; elle ne se partage pas en trois sections séparées ; aucune de ses pièces ne communique directement avec le dehors. Sans pousser plus loin une critique déjà faite, il paraît certain que nulle assimilation n'est possible entre l'Actinotroque complète et l'Entéropneuste.

Une telle assimilation est moins nette encore, lorsqu'on compare entre elles les phases de la genèse de l'Actinotroque et celles de la production de l'Entéropneuste. L'opposition est alors complète, et l'objection basée sur elle acquiert un caractère indéniable de généralité. En effet, en restant dans les limites des données de l'embryologie générale, il est permis d'admettre que les premiers phénomènes du développement sont semblables chez toutes les Actinotroques, et, de plus, qu'ils s'écartent peu de ceux des Ptérobranches, inconnus encore. En pareil cas, l'argument tiré de l'Actinotroque de la Méditerranée s'applique, sans nul doute, aux autres larves des Phoronidiens, et à celles des Ptérobranches. Or, chez cet embryon, l'entéropore (blastopore) persiste, sans se fermer, pour devenir la bouche ; la croissance inégale de l'économie le repousse dans la région antérieure du corps. Les ébauches du mésoderme consistent en cellules mésenchymateuses. La cavité générale provient directement du blastocœle, par sa propre persistance. C'est tout l'opposé chez les Entéropneustes. On ne connaît pas encore le développement de l'une de leurs formes embryonnaires, celle de la *Tornarie* ; mais celui d'un autre embryon, la *larve de Bateson*, a été élucidé. Et, dans cette larve, l'en-

téropore devient l'anus de l'individu ; il est refoulé sur l'extrémité postérieure du corps. La bouche est un orifice de seconde formation. Les ébauches du mésoderme sont épithéliales. La cavité générale dérive des vésicules entérocœliennes, délimitées par les rudiments du feuillet moyen. En conséquence, le mésoderme et le cœlome de l'Actinotroque sont dissemblables de leurs correspondants des Entéropneustes ; ils ne leur sont pas homologues. Et, par surcroît, si l'on veut comparer vraiment ces deux organismes, en les orientant comme il convient par rapport à leurs entéropores, on est obligé de les placer en sens inverse. L'extrémité postérieure de l'un doit être assimilée à l'antérieure de l'autre, et réciproquement. Telle est la réalité, et non pas le contraire. Le lobe préoral de l'Actinotroque n'équivaut point à la trompe du Balanoglosse, mais à la région postérieure de son corps.

En somme, l'avis de Masterman est inadmissible. Il n'y a aucune concordance entre les Phoronidiens et les Entéropneustes. Il convient de ne retenir qu'un point dans son opinion : l'homologie avec la notocorde des amas de cellules vacuolaires qui se délimitent dans la paroi du diverticule intestinal. Cette assertion me semble fondée. La notocorde des Chordés dérive de l'endoderme de leurs embryons ; ses cellules subissent une modification vacuolaire ; à la suite de ce phénomène, elles acquièrent une certaine consistance. Il en est de même pour le diverticule des Actinotroques. Sur ce fait, mon sentiment s'accorde avec celui de Masterman. Mais, à partir de là, nous différons tous les deux. Lui, va vers les Entéropneustes ; et je viens de démontrer combien ces comparaisons sont imprécises. Moi, je trouve, dans les dispositions organiques des Actinotroques encore jeunes, une ressemblance directe avec celles des embryons des Vertébrés et des Tuniciers (diagrammes des figures 99 à 106, Pl. XVI).

Pour comprendre cette concordance, telle que je la conçois, il est nécessaire de rappeler toutes les qualités de la

notocorde, dans ces derniers animaux. Cet appareil ne tire pas seulement ses caractères de son origine endodermique, et de sa structure histologique ; il les prend aussi dans ses relations avec le neuraxe, c'est-à-dire avec l'ébauche des centres nerveux. Celle-ci se place au-dessus de lui. L'une accompagne l'autre d'une manière invariable. D'autre part, le neuraxe a une provenance spéciale. En la ramenant à son procédé élémentaire, il consiste en un canal, impair et médian, délimité sur la face dorsale du corps par la lèvre postérieure de l'entéropore (blastopore des auteurs). En partant de la gastrule initiale, et en lui appliquant d'emblée l'orientation future de l'organisme, l'entéropore est, d'abord, supérieur et central. Puis, à la suite d'une croissance inégale de l'embryon, cet orifice, tout en restant dorsal, est repoussé dans la région postérieure de l'économie. Il s'étire dans le sens transversal. Sa lèvre postérieure grandit de manière à le surplomber. Ensuite, elle s'accroît sans cesse par son bord libre ; elle avance sur la face dorsale du corps, suivant l'axe longitudinal, et se rapproche de l'extrémité antérieure. Elle se soude, à mesure, aux éléments de cette face, de manière à délimiter un canal. Ce conduit est le neuraxe. Ouvert en avant par le neuropore sans cesse déplacé vers le bout antérieur de l'embryon, il débouche en arrière, par le canal neurentérique, dans l'entéron (archentéron des auteurs). Il revient à un vestibule long, étroit, ouvert au dehors par une extrémité, et mettant la cavité entérique en communication directe avec les milieux extérieurs.

Les mêmes phénomènes se succèdent de la même manière dans le développement de l'Actinotroque. Il s'y manifeste seulement des divergences d'aspect, de dimension, de finalité, mais non de qualités réelles. Pour rendre la comparaison plus accessible, j'ai dessiné dans la planche XVI (fig. 99 à 106) huit diagrammes disposés sur deux rangées horizontales. Les quatre du haut s'appliquent aux Chordés (Tuniciers et Vertébrés); les quatre du bas aux Phoroni-

diens. Tous se correspondent deux par deux, dans le sens vertical ; ils représentent des phases équivalentes. Or, ces phases se suivent chez les uns comme chez les autres, si l'on donne à toutes une orientation semblable. En plaçant la gastrule des Phoronidiens avec son entéropore en haut, on voit cet orifice devenir postérieur et dorsal, à cause de la croissance inégale de l'embryon. Puis, la lèvre postérieure de l'entéropore grandit et s'élargit de manière à surplomber cet orifice avec les régions avoisinantes ; elle délimite, entre elle-même et ces dernières, un vestibule largement ouvert au dehors par un bout, donnant accès par l'autre dans la cavité entérique. La partie médiane de cette face dorsale s'incurve en une gouttière, dont les éléments se changent en cellules épithélio-nerveuses ; ce sillon est la plaque médullaire. Enfin, au-dessous de cette ébauche nerveuse, l'endoderme intestinal se modifie pour produire un groupe de cellules vacuolaires, placé par rapport à elle comme la notocorde des Chordés, ayant même origine et même structure.

La concordance est complète. L'homologie est manifeste ; seulement elle ne va pas plus loin. Elle s'établit dans les premières phases du développement embryonnaire, postérieures à la gastrulation ; puis elles s'effacent et disparaissent. A dater de ce point commun, chacun des embryons poursuit son évolution dans une voie propre, à lui particulière ; désormais, ils n'ont plus rien de commun. La notocorde de l'Actinotroque demeure petite ; elle disparaît ensuite. Sa plaque médullaire se détruit. Son lobe préoral tombe. Par contre, les formations homologues de l'embryon des Chordés persistent ; de plus, elles se perfectionnent et grandissent. L'opposition finale entre ces deux catégories d'embryons vient de la disparition, chez l'une, des organes communs, de leur permanence et de leur amélioration chez l'autre. Mais cela n'empêche que ces appareils ont, au début, existé dans les deux de la même manière ; et c'est là le fait important, qu'il était utile de mettre en lumière.

Les deux entéropores (blastopores), produits par gastrulation, sont homologues. De même, les deux entérons (archentérons). Le vestibule de l'Actinotroque correspond au neuraxe des Chordés, plus court, et plus large. Une partie de sa paroi, constituée par la plaque médullaire, subit un début de différenciation nerveuse ; la ressemblance avec le neuraxe s'en trouve augmentée d'autant. Le fond du vestibule et l'œsophage, c'est-à-dire la zone voisine de l'entéropore, équivalent au canal neurentérique : la situation, l'origine, et les rapports sont identiques. Enfin, le diverticule de l'intestin forme, sous la plaque médullaire, un rudiment notocordal, placé comme la notocorde des Vertébrés par rapport au neuraxe.

Cette assimilation de la jeune Actinotroque à l'embryon des Chordés possède une portée plus générale. Elle dépasse les Phoronidiens. L'Actinotroque est une larve du type Trochophore. Elle en possède les qualités principales : couronnes transversales de cils vibratiles; ébauche du mésoderme représentée par un mésenchyme; intestin muni de deux orifices terminaux; présence d'une plaque céphalique; néphridies de formation précoce. Elle s'écarte bien de la Trochophore habituelle par plusieurs particularités, dont les principales tiennent à la formation d'un volumineux lobe préoral et à la production hâtive de tentacules; mais ces caractères se surajoutent aux précédents. Ils n'en altèrent pas la valeur, ni la signification. Mettant de côté l'existence des tentacules, qui s'accorde avec l'adaptation des larves à la vie pélagique, on est en droit de conclure que l'Actinotroque est une Trochophore modifiée par la transformation de son extrémité antérieure en un lobe préoral. Ce lobe prend l'aspect d'un capuchon, qui circonscrit un vestibule, au fond duquel s'ouvre le tube digestif.

En étendant alors à la Trochophore typique, à la larve des Annélides, la comparaison déjà faite pour l'Actinotroque, on en vient à trouver chez elle plusieurs relations avec l'embryon des Chordés. Sa bouche (entéropore) correspond

à l'orifice du canal neurentérique dans l'entéron. Sa plaque médullaire, ébauche de la moelle nerveuse ventrale de l'adulte, équivaut, de son côté, au plancher du neuraxe. Souvent, du reste, cette plaque se convertit en une gouttière étendue de la bouche à l'anus. On aboutit, en dernière analyse, à cette conclusion : la moelle nerveuse des animaux qui possèdent une Trochophore dans leur évolution embryonnaire, celle des Annélides notamment, est homologue de la moelle nerveuse et de l'encéphale des Vertébrés.

Mais les relations, en ce sens, ne vont pas plus loin. Elles s'arrêtent là, et ne s'adressent qu'aux premières phrases du développement. Ensuite, tout est différence. La Trochophore, même dans le cas où elle se produit un lobe préoral et un vestibule, semblable à un rudiment de neuraxe soutenu par une notocorde endodermique, amoindrit ou détruit ces appareils. Elle conserve sa bouche, et la transmet telle quelle à l'adulte qui dérive d'elle. Partant, la région où se trouve cet orifice devient, à son tour, la face ventrale de l'économie. Le contraire a lieu chez les Chordés. Le neuraxe, souvent la notocorde, grandissent au point d'occuper toute la longueur de l'embryon. La bouche primitive cesse de remplir son emploi, de mettre l'entéron en communication directe avec le dehors. Une nouvelle bouche prend naissance, dans la région opposée à celle où se trouvait la première, et sur la face opposée à celle où s'étend le neuraxe. Cette seconde bouche marque, désormais, l'extrémité antérieure et la face ventrale de l'économie. Peut-être correspond-elle à l'anus de l'Actinotroque et des Trochophores? Des discussions nombreuses ont lieu, en ce moment, au sujet de ces orifices de formation secondaire, qui permettent au tube digestif des Chordés de s'ouvrir au dehors, en remplacement de la bouche primitive, issue de l'entéropore, qui est prise dans le neuraxe et son canal neurentérique. Je ne crois pas qu'il soit encore possible de préciser, dans l'état actuel des connaissances. En tous cas, la situation concordante de l'anus de l'Actinotroque et des bouches secondaires des Chordés mérite d'être signalée.

De nouvelles différences s'ajoutent à celles qui découlent de positions inverses, prises par les bouches définitives. Les Trochophores, dans les phases ultérieures de leur développement, produisent leur mésoderme entier aux dépens de leur mésenchyme embryonnaire. Les Chordés ajoutent, aux dérivés de ce dernier, un mésoderme épithélial, entérocœlien, qui prend la prédominance. Sans entrer dans de longs détails à ce sujet, il suffit de mentionner les divergences principales. Ces deux groupes d'êtres suivent, dans leur perfectionnement, des voies dissemblables. Ils offrent bien, parfois, des caractères communs, tirés de la segmentation de leur corps; mais ces dispositions similaires n'empêchent pas les deux sortes d'animaux d'avoir des plans organiques distincts. Cette opposition résulte des modifications différentes qu'ils apportent à leurs premiers états embryonnaires, homologues dans les deux cas.

A la suite de l'établissement, en sens inverse, des bouches définitives, les deux organismes en arrivent à changer du tout au tout leurs rapports avec l'espace. L'un est retourné, eu égard à l'autre. L'extrémité antérieure de l'un correspond à la postérieure de l'autre; la face ventrale à la face dorsale; et réciproquement. La région buccale des Trochophores équivaut à la zone postérieure des embryons des Vertébrés, où se trouve le canal neurentérique; leur région anale à l'extrémité antérieure de ceux-ci, où se perce la deuxième bouche définitive. La face ventrale des premières, pourvue de la gouttière médullaire, est comparable à la face dorsale des seconds, munie du neuraxe; leur moelle nerveuse, issue de la gouttière, peut se considérer comme l'homologue de la totalité des centres nerveux dérivés du neuraxe. La plaque céphalique des Trochophores, qui donne le cerveau des adultes, n'a rien qui lui corresponde dans l'économie des Chordés.

Les assimilations se bornent là, et je ne crois pas qu'il soit possible d'en voir d'autres, en ces phases premières du développement des animaux mis en cause. Les anciens

naturalistes admettaient que le Vertébré correspond à un Annélide retourné, dont la face ventrale serait devenue dorsale. Prise de cette façon, s'appliquant aux adultes, cette opinion n'est pas admissible. Mais il n'en est plus de même lorsqu'on s'adresse aux embryons encore fort jeunes et peu avancés dans leur évolution. Cette assertion devient soutenable; elle exprime la réalité. Pourtant, en l'adoptant, il convient de ne point oublier deux choses : la comparaison des Vertébrés aux Annélides touche non seulement à ces derniers, mais encore à tous les êtres qui ont dans leurs phases embryonnaires une larve Trochophore; cette comparaison n'est juste qu'à la condition de porter sur les embryons seuls, sur les premières formes revêtues par eux, lorsqu'ils ébauchent leur corps aux dépens des feuillets.

En somme, l'Actinotroque des Phoronidiens est une Trochophore munie d'un capuchon préoral, d'un vestibule prébuccal, et d'une ébauche notocordale. L'embryon des Vertébrés, pris au moment où il commence à engendrer son neuraxe et sa notocorde, la rappelle de près. Mais des différences s'établissent, par la suite, entre ces deux organismes rudimentaires, qui évoluent dans deux directions divergentes, et s'orientent en deux sens opposés.

On ne peut dire que les Plathelminthes, les Ptérobranches, les Phoronidiens, soient autant de jalons sur la route qui conduit des Invertébrés aux Vertébrés. Prise de cette manière, une telle assertion est inexacte, car ces groupes se composent d'êtres à l'organisation déjà complexe. Les relations des Vertébrés avec les autres animaux inférieurs n'existent qu'au début du développement, lorsque les premiers appareils organiques s'ébauchent aux dépens des feuillets. Elles s'étendent à d'autres sections que les précédentes, et s'adressent à tous les Invertébrés pourvus d'une Trochophore dans leur évolution. Pour reprendre d'autre façon l'opinion ancienne, il est permis d'admettre que *l'embryon du Vertébré est une Trochophore renversée.* La série des étapes est la suivante :

1° Larve Vermule.

2° Larve Trochophore normale, comme celle des Annélides.

3° Larve Trochophore à vestibule et à notocorde, comme celle des Phoronidiens.

4° Embryon du Vertébré retourné lui-même, par rapport à la précédente, de bas en haut, et d'arrière en avant.

CONCLUSIONS DE LA DEUXIÈME PARTIE

Les faits décrits dans la première partie sont résumés à la fin de chaque chapitre. Les considérations, traitées dans la seconde partie, peuvent se condenser en quelques propositions:

L'individu, chez les Phoronidiens, revêt toujours deux formes successives et différentes : celle de l'Actinotroque d'abord, celle du Phoronis ensuite.

Les organes sont homologues dans les deux cas. Ils proviennent des mêmes feuillets embryonnaires.

Le passage d'une forme à l'autre s'effectue par une métamorphose rapide, préparée à l'avance, déterminée par la dégénérescence et la diminution en surface de la paroi du corps. Elle s'accompagne de phénomènes d'histolyse et d'histogenèse.

Ce changement s'accomplit lorsque la structure de l'Actinotroque parvient à un état déterminé. Celui-ci acquis, l'action des milieux, suivant le cas, provoque la métamorphose ou la retarde.

Il existe, dans la nature, deux sortes d'Actinotroques, distinctes l'une de l'autre par le degré de complication de leur économie. Ces différences larvaires sont indépendantes des dissemblances spécifiques.

L'Actinotroque est une larve adaptée à la vie pélagique. Ses divergences avec le Phoronis achevé, sa dualité, la rapidité et la profondeur de sa métamorphose, s'expliquent par la nécessité de cette adaptation.

Cette adaptation elle-même a pour cause immédiate la dissémination des individus.

Dans une classification naturelle, les Phoronidiens doivent être placés à côté des Bryozoaires. Ils composent à eux seuls un groupe, voisin de la section des Ptérobranches, parmi ces derniers.

Ils n'ont aucune affinité avec les Entéropneustes.

En revanche, ils possèdent des relations indiscutables et directes avec les vrais Chordés (Tuniciers, Vertébrés). Mais ces ressemblances ne se montrent que pendant les premières phases du développement.

NOTICE BIBLIOGRAPHIQUE

DES TRAVAUX ORIGINAUX PUBLIÉS SUR LES PHORONIDIENS ET SUR LES ANIMAUX QUE LES AUTEURS CONSIDÈRENT COMME VOISINS D'EUX.

---

1. ANDREWS, *On a new American species of the remarkable animal* Phoronis Annals and Magazine of Natural History, 1890.
2. BENEDEN (P. J. VAN), *Notice sur un Annélide céphalobranche sans soies, désigné sous le nom de* Crepina, Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, 4e série, t. X, 1858.
3. BENHAM, *The Anatomy of* Phoronis australis, Quarterly Journal of Microscopical Science, t. XXX, 1889.
4. CALDWELL, *Preliminary Note on the Structure, Development, and Affinities of* Phoronis, Proceedings of Royal Society of London, t. XXXIV, 1882.
5. CALDWELL, *Blastopore, Mesoderm and metameric Segmentation*, Quarterly Journal of Microscopical Science, t. XXV, 1885.
6. CLAPARÈDE, *Beiträge zur Kentniss der Gephyrea*, Archiv. für Anatomie und Physiologie, 1861.
7. CLAPARÈDE, *Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbellosen Thiere an der Küste von Normandie angestellt*, Leipzig, 1863.
8. COBBOLD, SPENCER, *On a probably new species or form of* Actinotrocha, Transactions of Microscopical Society (Quarterly Journal of Microscopical Science), t. VI, 1858.
9. CORI, *Beiträg zur Anatomie der* Phoronis, Dissertatio inauguralis, Leipzig, Prague, 1889.
10. CORI, *Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der gattung* Phoronis, Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, t. LI, 1890.
11. DYSTER, *Notes on* Phoronis hippocrepis, Transactions of Linnean Society of London, t. XXII, 1858.
12. FŒTTINGER, *Note sur la formation du mésoderme dans la larve de* Phoronis hippocrepis, Archives de biologie, t. III, 1882.
13. GEGENBAUR, *Bemerkungen über* Pilidium gyrans, Actinotrocha branchiata, *und* Appendicularia, Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, t. V, 1854.
14. HARMER, SYDNEY F., *Appendice au Report de Mac Intosh sur le* Cephalodiscus (Challenger). *Voir Mac Intosh.*
15. HASWELL, *Preliminary Note on an Australian species of Phoronis* (Ph. australis), Proceedings of Linnean Society of New South Wales t. VII, 1883.
16. HASWELL, *On a new substance of Symbiosis*, Même recueil, t. X, 1885.

17. Kowalevsky, *Anatomie et Développement du Phoronis* (*en russe*), Mémoires de l'Académie impériale des Sciences de Saint-Pétersbourg, 1867. — *Analysé par Leuckart* (*voir ce nom*).
18. Krohn, *Ueber* Pilidium *und* Actinotrocha, Archiv. für Anatomie und Physiologie, 1858.
19. Lang, *Zum Verstandniss der Organisation von* Cephalodiscus dodecalophus, Ienaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft, t. XXV, 1890.
20. Leuckart, *Bericht über die wissenschaftlichen Leistungen in der Naturgeschichte der wiederen Thiere während des Jahres* 1858, Archiv. für Naturgeschichte, t. XXV, 1859.
21. Leuckart, *Bericht über die wissenschaftlichen Leistungen in der Naturgeschichte der wiederen Thiere während des Jahres* 1866 *und* 1867. Archiv. für Naturgeschichte, t. XXXIII, 1867.
22. Mac Intosh, *Note on a Phoronis dredged in H. S. M. Challenger*, Proceedings of Royal Society of Edinburgh, t. XI, 1881.
23. Mac Intosh, *Note on a* Cephalodiscus, Annals and Magazine of Natural History, 5e série, t. X, 1882.
24. Mac Intosh, *Report on* Cephalodiscus dodecalophus, Reports of... Challenger, t. XX, 1887. — *Suivi de l'appendice de Harmer* (*voir ce nom*).
25. Mac Intosh, *Report on* Phoronis Buski *nov. sp.*, Reports of... Challenger, t. XXVII, 1888.
26. Masterman, *Preliminary Note on the Structure and Affinities of* Phoronis, Proceedings of Royal Society of Edinburgh, t. XXI, 1896.
27. Masterman, *On the structure of* Actinotrocha *considered in relation to the suggested Chordate affinities of* Phoronis. — *Même recueil, même tome, même année que le précédent mémoire.*
28. Masterman, *Preliminary Note on the anatomy of* Actinotrocha, *and its bearing upon the suggested Chordate affinities of Phoronis*, Zoologischer Anzeiger, t. XIX, 1896.
29. Masterman, *On the Diplochorda*, Quarterly Journal of Microscopical Science, t. XL, 1897.
30. Masterman, *On the « notochord » of Cephalodiscus*, Zoologischer Anzeiger, t. XX, 1897.
31. Metschnikoff, Nachrichten von der Kaiserlichen Gesellschaft der Wissenschaft. zu Göttingen, 1869.
32. Metschnikoff, *Ueber die Metamorphose einiger Seethiere*, Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, t. XXI, 1871.
33. Metschnikoff, Vergleichen embryologische Studien : 3 ; ueber die gastrula einiger Metazoen. — *Même recueil que le précédent*, t. XXXVII, 1882.
34. Muller J., *Bericht über einige neue Thierformen der Nordsee*, Archiv für Anatomie und Physiologie, 1846.
35. Oka, *Sur une nouvelle espèce japonaise du genre* Phoronis, Annotationes zoologicæ Japonenses, t. I, 1897.
36. Quatrefages (de) et Vaillant, *Nouvelles suites à Buffon*, Annelés, 1865-90.
37. Roule (Louis), *Sur une nouvelle espèce méditerranéenne du genre* Phoronis, Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 1889.
38. Roule (Louis), *Sur le développement des feuillets blastodermiques chez les Géphyriens tubicoles* (Phoronis Sabatieri, *nov. sp.*). — Même recueil que le précédent, 1890.

39. Roule (Louis), *Considérations sur l'embranchement des Trochozoaires*, Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, 1891.
40. Roule (Louis), L'Embryologie générale (pages 127-128, 421-422); *Paris*, 1893.
41. Roule (Louis), L'Embryologie comparée (pages 384-385, 388-390, 413); *Paris*, 1894.
42. Roule (Louis), *Sur les métamorphoses larvaires du* Phoronis Sabatieri, Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 1896.
43. Roule (Louis), *Sur la place des Phoronidiens dans la classification des animaux et sur leurs relations avec les Vertébrés.* — Même recueil que le précédent, 1898.
44. Schneider (A.), *Ueber die Metamorphose der* Actinotrocha branchiata, Monatsbericht der Kaiserlichen Akademie der Wissensch. zu Berlin, 1861, Archiv. für Anatomie und Physiologie, 1862.
45. Schulz (Eugen), *Ueber Mesodermbildung bei* Phoronis (*russe et allemand*), Travaux de la Société impériale des Sciences naturelles de Saint-Pétersbourg, t. XXVIII, 1897.
46. Shipley, *On* Phymosoma varians, Quarterly Journal of Microscopical Science, t. XXXI, 1890.
47. Spengel, *Die Enteropneusten*, Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 18e monographie, 1893.
48. Wagner, *Ueber den Bau der* Actinotrocha branchiata, Archiv. für Anatomie und Physiologie, 1847.
49. Wilson, *The metamorphosis of* Actinotrocha, American Naturalist, 1880.
50. Wilson, *The origin and significance of the metamorphosis of* Actinotrocha, Quarterly Journal of Microscopical Science, t. XXI, 1881.
51. Wrigth (Strethild), The Royal Philosophical Society of Edinburgh, avril 1856.
52. Wright (Strethild), The Edinburgh new Philosophical Journal, octobre 1856.
53. Wright (Strethild), Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, 1859.

ADDENDUM POUR 1899.

54. Masterman, *On the further Anatomy and the Budding Process of* Cephalodiscus dodecalophus, Transactions of Royal Society of Edinburgh, t. XXXIX, part. III.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE II

Segmentation de l'ovule (aspect extérieur).

Fig. 1. — Ovule à deux blastomères. 80/1.
Fig. 2. — Ovule à quatre blastomères. 80/1.
Fig. 3. — Ovule à six blastomères. 80/1.
Fig. 4-5. — Suite de la segmentation ; la membrane vitelline disparaît. 80/1.
Fig. 6-7. — Suite de la segmentation : phases morulaires. 80/1.
Fig. 8. — Blastule. 80/1.
Fig. 9-10. — Préparation de la phase gastrulaire : la blastule se déprime sur une de ses faces. 80/1.
Fig. 11-12. — Formation de la gastrule par l'incurvation de la précédente face aplanie. 80/1.

PLANCHE III

Formation de l'Actinotroque (aspect extérieur).

Fig 13. — Gastrule vue de profil. 80/1.
Fig. 14. — Gastrule vue de face. 80/1.
Fig. 15. — Gastrule commençant à s'amplifier inégalement. 80/1.
Fig. 16. — Gastrule vue de profil, dont l'entéropore est devenu excentrique; le lobe préoral commence à se former. 80/1.
Fig. 17. — La même, vue de face. 80/1.
Fig. 18. — Larve à un état plus avancé, vue de profil ; son anus s'est percé ; son lobe préoral est bien marqué. 80/1.
Fig. 19. — Larve plus avancée encore, prête à se rendre libre. 80/1.
Fig. 20. — La même, vue de face. 80/1.

PLANCHE IV

Aspect extérieur de l'Actinotroque.

Fig. 21. — Jeune Actinotroque, venant à peine de se rendre libre, vue de profil. 80/1.
Fig. 22. — Actinotroque plus âgée, vue de profil, 80/1.
Fig. 23. — Actinotroque complète, vue de profil. 80/1.
Fig. 24. — La même, vue de face ; l'orifice métasomique s'aperçoit sous la couronne des tentacules. 80/1.

PLANCHE V

Métamorphose de l'Actinotroque (aspect extérieur).

Fig. 25. — Actinotroque commençant à dévaginer son métasome. 80/1.
Fig. 26. — Actinotroque ayant expulsé la moitié de son métasome; le lobe préoral se frange en se rapetissant; les tentacules agissent de même, pendant que les nouveaux tentacules prennent naissance à côté d'eux. 80/1.
Fig. 27. — Métamorphose presque terminée; le lobe préoral et les tentacules larvaires se sont détachés; le métasome est complètement évaginé; la région péri-anale a beaucoup perdu de ses dimensions. 80/1.
Fig. 28. — Jeune Phoronis, conservant encore les vestiges de la région péri-anale de l'Actinotroque. 80/1.

PLANCHE VI

Segmentation, blastulation, gastrulation (coupes optiques).

Fig. 29. — Coupe optique d'un œuf segmenté pris à la phase de la figure 3, planche II. 80/1.
Fig. 30. — Coupe optique d'un œuf segmenté pris à la phase de la figure 4, planche II. 80/1.
Fig. 31. — Coupe optique d'un œuf segmenté pris à la phase de la figure 5, planche II; le blastocœle paraît contenir des cellules qui correspondent aux extrémités internes de certains blastomères. 80/1.
Fig. 32. — Coupe optique d'un œuf segmenté pris à la phase de la figure 6, planche II; même observation que pour la figure précédente. 80/1.
Fig. 33. — Coupe optique de la morule de la figure 7, planche II. 80/1.
Fig. 34. — Coupe optique de la blastule de la figure 8, planche II. 80/1.
Fig. 35. — Coupe optique de la blastule de la figure 9, planche II. 80/1.
Fig. 36. — Coupe optique de la blastule déprimée de la figure 10, planche II. 80/1.
Fig. 37. — Coupe optique de la gastrule commençante de la figure 11, planche II. 80/1.
Fig. 38. — Coupe optique de la jeune gastrule de la figure 12, planche II. 80/1.

PLANCHE VII

Gastrulation, formation de l'Actinotroque (coupes optiques).

Fig. 39-40. — Coupes optiques d'embryons pris dans les phases de l'achèvement de la gastrule. 80/1.
Fig. 41. — Coupe optique de la gastrule achevée, telle qu'elle est représentée dans la figure 13, planche III. 80/1.
Fig. 42. Coupe optique, verticale, d'une gastrule commençant à s'amplifier inégalement. 80/1.
Fig. 43. — Coupe optique, verticale, d'une gastrule plus avancée, prise à la phase de la figure 15, pl. III. 80/1.
Fig. 44. — Coupe optique, horizontale, de la même. 80/1.
Fig. 45. — Coupe optique, verticale, d'une gastrule encore plus âgée. 80/1.
Fig. 46. — Coupe optique, horizontale, de la même. 80/1.

PLANCHE VIII

Formation de l'Actinotroque (coupes optiques).

Fig. 47. — Coupe optique, verticale, d'une jeune larve prise à la phase de la figure 16, planche III. 80/1.
Fig. 48. — Coupe optique, horizontale, de la même. 80/1.
Fig. 49. — Coupe optique, verticale, d'une jeune larve prise à la phase de la figure 18, planche III. 80/1.
Fig. 50. — Coupe optique, horizontale, de la même. 80/1.
Fig. 51. — Coupe optique, verticale, d'une jeune larve prise à la phase de la figure 19, planche III. 80/1.
Fig. 52. — Coupe optique, horizontale, de la même. 80/1.

PLANCHE IX

Structure de l'Actinotroque (coupes réelles, longitudinales).

Fig. 53. — Coupe longitudinale, médiane, verticale, d'une jeune Actinotroque, prise à la phase de la figure 21, planche IV. 150/1.
Fig. 54. — Coupe longitudinale, médiane, horizontale, d'une Actinotroque prise à la phase de la figure 22, planche IV ; une seconde section du lobe préoral a été ajoutée à cette coupe. 150/1.
Fig. 55. — Coupe longitudinale, médiane, verticale, d'une Actinotroque achevée, prise à la phase de la figure 23, planche IV. 150/1.

PLANCHE X

Structure de la jeune Actinotroque (coupes réelles, transversales).

Se reporter aux figures 21, 22 de la planche IV, qui rendent l'aspect extérieur, et aux figures 53, 54 de la planche IX, qui représentent des coupes longitudinales de la même phase.

Fig. 56. — Coupe transversale passant par le lobe préoral et la bouche. 150/1.
Fig. 57. — Coupe transversale menée par la région postérieure de l'œsophage. 150/1.
Fig. 58. — Coupe transversale menée par l'extrémité antérieure de l'entéron. 150/1.
Fig. 59. — Coupe transversale menée entre les bases des tentacules et l'orifice métasomique; les sections des tentacules sont représentées. 150/1.
Fig. 60. — Coupe transversale d'un tentacule. 500/1.
Fig. 61. — Coupe transversale menée en arrière de l'orifice métasomique ; les sections des tentacules sont représentées. 150/1.
Fig. 62. — Coupe transversale menée par l'extrémité antérieure du rectum. 150/1.

PLANCHE XI

Structure de l'Actinotroque achevée (coupes réelles, transversales).

Se reporter aux figures 22, 23 de la planche IV, qui rendent l'aspect extérieur, et aux figures 54, 55 de la planche IX, qui représentent des coupes longitudinales de la même phase.

Fig. 63. — Coupe transversale, menée par le lobe préoral et la bouche. 180/1.
Fig. 64. — Coupe de la plaque céphalique. 250/1.
Fig. 65. — Coupe transversale menée par le milieu de l'œsophage. 180/1.
Fig. 66. — Quelques cellules du diverticule ventral, à différents états de leur modification vacuolaire. 500/1.
Fig. 67. — Coupe transversale, menée par l'extrémité antérieure de l'entéron. — 180/1.
Fig. 68. — Coupe transversale, menée en avant de l'orifice métasomique. 180/1.

PLANCHE XII

Suite de la structure de l'Actinotroque achevée (coupes réelles, transversales).

Fig. 69. — Coupe transversale menée par l'orifice métasomique; les sections des tentacules sont représentées. 180/1.
Fig. 70. — Coupe transversale menée un peu en arrière de l'orifice métasomique. 180/1.
Fig. 71. — Coupe transversale menée entre la couronne vibratile postérieure et l'orifice métasomique, à égale distance des deux. 180/1.
Fig. 72. — Coupe transversale menée un peu en avant de la couronne vibratile postérieure. 180/1.
Fig. 73. — Coupe transversale menée par la couronne vibratile postérieure. 180/1.

PLANCHE XIII

Métamorphose de l'Actinotroque (coupes réelles).

La forme extérieure de la larve, prise en cette phase, est intermédiaire à celle de la figure 25 et à celle de la figure 26, dans la planche V.

Fig. 74. — Coupe longitudinale, médiane et verticale, d'une larve entière. 150/1.
Fig. 75. — Coupe transversale menée un peu en avant du métasome dévaginé. 150/1.
Fig. 76. — Coupe transversale d'un tentacule larvaire, prêt à tomber. 500/1.
Fig. 77. — Coupe transversale menée par le métasome en voie d'évagination. 150/1.
Fig. 78. — Coupe transversale menée par la couronne vibratile postérieure et par les vestiges du rectum 150/1.

PLANCHE XIV

Structure du jeune Phoronis (coupes réelles). Se reporter à la figure 28 de la planche V, qui montre l'aspect extérieur.

Fig. 79. — Coupe longitudinale, médiane et verticale, d'un individu entier. Les tracés des coupes suivantes, transversales, sont indiqués sur elle, avec des numéros correspondant aux figures qui les représentent. 120/1.
Fig. 80. — Coupe transversale menée par les bases des nouveaux tentacules. 180/1.
Fig. 81. — Coupe transversale menée par le milieu de l'œsophage. 180/1.

Fig. 82. — Coupe transversale, menée par l'extrémité inférieure de l'œsophage. 180/1.
Fig. 83. — Coupe transversale, menée un peu au-dessous de l'extrémité inférieure de l'œsophage. 180/1.

PLANCHE XV

Suite de la structure du jeune Phoronis (coupes réelles).

Fig. 84. — Coupe transversale menée vers le tiers antérieur de la longueur du corps. 180/1.
Fig. 85. — Coupe transversale menée vers le milieu du corps. 180/1.
Fig. 86. — Coupe transversale menée un peu au-dessous du milieu du corps. 180/1.
Fig. 87. — Coupe transversale menée un peu au-dessus de la zone par où se joignent l'intestin afférent et l'intestin efférent. 180/1.
Fig. 88. — Coupe transversale menée par la zone de jonction des deux branches intestinales. 180/1.
Fig. 89. — Coupe transversale menée par l'extrémité inférieure du corps, au-dessous de la précédente zone de jonction. 180/1.

PLANCHE XVI

Diagrammes. — Les figures 90 à 98 inclus expriment la métamorphose de l'Actinotroque en Phoronis. Les figures 99 à 106 inclus expriment la comparaison des embryons des Phoronidiens avec ceux des Chordés (Tuniciers et Vertébrés), pris dans les premières phases de leur développement. Toutes représentent des projections, sur un plan vertical, de la paroi du corps et des principaux organes internes.

Fig. 90. — Jeune Actinotroque venant de se rendre libre.
Fig. 91. — Actinotroque plus avancée, produisant ses tentacules ventraux et sa poche métasomique.
Fig. 92. — Actinotroque plus avancée, produisant ses tentacules dorsaux et amplifiant sa poche métasomique.
Fig. 93. — Actinotroque prête à se métamorphoser; les tentacules définitifs se forment sur les bases des tentacules larvaires.
Fig. 94. — Début de la métamorphose par l'évagination de la poche métasomique ; l'ébauche de l'intestin efférent apparaît sous l'aspect d'un cordon dorsal, produit par l'entéron qui devient l'intestin afférent.
Fig. 95. — Suite de la métamorphose ; le lobe préoral se rapetisse et se prépare à se détacher, avec les tentacules larvaires.
Fig. 96. — Suite de la métamorphose ; le lobe préoral et les tentacules larvaires se sont séparés de l'individu.
Fig. 97. — Achèvement de la métamorphose ; le cordon dorsal s'est converti en intestin efférent.
Fig. 98. — Jeune Phoronis.
Fig. 99 à 102. — Phases successives du développement des Chordés, depuis la jeune gastrule (fig. 99) jusqu'à l'embryon muni des rudiments de son neuraxe et de sa notocorde (fig. 102).
Fig. 103 à 106. — Phases successives du développement des Phoronidiens, depuis la jeune gastrule (fig. 103) jusqu'à la jeune Actinotroque prête à se rendre libre (fig. 106). — Pour rendre la concordance plus frappante,

les embryons sont orientés de même, et les états correspondants sont rangés sur une même verticale.

TABLEAU DE CONCORDANCE DES PLANCHES AVEC LE TEXTE

Pl. II. — *Segmentation de l'œuf et blastulation.* Fig. 1 à 8 inclus, p. 64 à 71.
Gastrulation. Fig. 9 à 12 inclus, p. 75 à 84.
Pl. III. — *Gastrulation* (suite). Fig. 13 et 14, p. 75 à 84.
Formation de la larve. Fig. 15 à 20 inclus, p. 86 à 103.
Pl. IV. — *Aspect extérieur de la jeune Actinotroque.* Fig. 21 et 22, p. 104 à 111.
Aspect extérieur de l'Actinotroque achevée. Fig. 23 et 24, p. 130 à 133.
Pl. V. — *Changements extérieurs de l'Actinotroque pendant sa métamorphose.* Fig. 25 à 27 inclus, p. 154 à 159.
Aspect extérieur du jeune Phoronis. Fig. 28, p. 176 à 178.
Pl. VI. — *Segmentation de l'œuf et blastulation.* Fig. 29 à 34 inclus, p. 64 à 71.
Gastrulation. Fig. 35 à 38 inclus, p. 75 à 84.
Pl. VII. — *Gastrulation* (suite). Fig. 39 à 41 inclus, p. 75 à 84.
Formation de la larve. Fig. 42 à 46 inclus, p. 86 à 103.
Pl. VIII. — *Formation de la larve* (suite). Fig. 47 à 52 inclus, p. 86 à 103.
Pl. IX. — *Structure de la jeune Actinotroque.* Fig. 53 et 54, p. 111 à 121.
Structure de l'Actinotroque achevée. Fig. 55, p. 133 à 143.
Pl. X. — *Structure de la jeune Actinotroque.* Fig. 56 à 62 inclus, p. 111 à 121.
Pl. XI. — *Structure de l'Actinotroque achevée.* Fig. 63 à 68 inclus, p. 133 à 143.
Pl. XII. — *Structure de l'Actinotroque achevée* (suite). Fig. 69 à 73 inclus, p. 133 à 143.
Pl. XIII. — *Structure de l'Actinotroque pendant sa métamorphose.* Fig. 74 à 78 inclus, p. 159 à 164.
Pl. XIV. — *Structure du jeune Phoronis.* Fig. 79 à 83 inclus, p. 178 à 187.
Pl. XV. — *Structure du jeune Phoronis* (suite). Fig. 84 à 89 inclus, p. 178 à 187.
Pl. XVI. — *Diagrammes de la métamorphose de l'Actinotroque en Phoronis.* Fig. 90 à 98 inclus, p. 164 à 169.
Diagrammes de la comparaison des jeunes embryons des Phoronidiens à ceux des Chordés. Fig. 99 à 106 inclus, p. 232 à 239.

NOTE

SUR

LA COLORATION DU PELAGE CHEZ LES INDRIS

Par GUILLAUME GRANDIDIER

Les Indris ou *Babakoto,* comme les appellent les Malgaches, n'habitent que la partie la plus chaude et la plus humide de Madagascar, c'est-à-dire le versant oriental de la chaîne côtière de l'est, entre la région de Mahanoro et la baie d'Antongil. Malgré cet habitat très restreint, ils sont sujets à certaines variations de couleur dont quelques-unes constituent des races qui ont été quelquefois, mais à tort, décrites comme des espèces distinctes. L'*Indris brevicaudatus*, découvert en 1780 par Sonnerat, paraît devoir être considéré comme la forme typique de l'espèce. Il est noir, avec une tache blanche triangulaire très nette sur les reins. Une autre race a été signalée par Peters sous le nom d'*Indris mitratus*; celui-ci se distingue du précédent par des taches blanches sur la tête et sur les avant-bras; ces animaux ont d'ailleurs été figurés dans le volume IX de l'*Histoire de Madagascar* d'Alfred Grandidier.

Récemment le Muséum a reçu la dépouille d'un autre Indris dont la robe paraît à première vue d'une teinte uniforme roux sale avec çà et là des taches d'une intensité de coloration plus grande. En étudiant plus attentivement ce remarquable spécimen, on voit que ces taches plus foncées correspondent à celles qui existent en noir chez l'Indris type. Il y a donc là un curieux exemple d'albinisme ou plutôt de décoloration, car, non seulement ce qui est en noir chez le type s'est transformé en couleur rouille clair, mais le blanc lui-même s'est sali et a acquis un peu cette même teinte.

Cet exemplaire adulte est de très grande taille, ses membres sont puissants et bien conformés, et son pelage est long et soyeux. Il provient des environs de Tamatave, c'est-à-dire à peu près au centre de l'habitat normal des Indris.

RÉPERTOIRE
DES POISSONS D'EAU DOUCE DE LA RUSSIE

Par ÉDOUARD BLANC

La pisciculture et l'étude des Poissons d'eau douce ont, depuis quelques années, fait en France l'objet de travaux nombreux et de tentatives intéressantes et suivies, tant de la part des particuliers que des administrations publiques.

En outre de l'élevage, anciennement pratiqué, des quatre ou cinq espèces de Poissons qui constituent la population classique des étangs, on s'est fort appliqué tant à introduire dans nos eaux douces les espèces étrangères qui sont susceptibles d'y vivre qu'à multiplier et à conserver, en les utilisant et en les protégeant, les espèces indigènes plus ou moins rares qui existent dans les eaux courantes de nos pays. L'étude de leurs conditions biologiques a été, naturellement, la base essentielle de ces essais.

Des efforts analogues ont été faits dans les autres pays d'Europe, pour conjurer la dépopulation des rivières qui est l'une des conséquences du développement de l'industrie, et qu'il importe de compenser par des moyens artificiels.

Si nous jetons les yeux sur ce qui se passe chez les nations étrangères, nous voyons qu'aucun pays européen ne possède un réseau fluvial comparable à celui de la Russie, par son étendue, par la masse de ses eaux, par la variété des climats sous lesquels il s'étend, du Danube à la mer Glaciale et de

l'Europe centrale aux déserts d'Asie, aussi bien que par les dimensions des fleuves qui le constituent.

Les lacs, vastes et nombreux, qui communiquent avec les fleuves en question et qui constituent pour les Poissons des lieux de refuge et de reproduction, perfectionnent encore ce grand système de canaux d'eau douce.

La grande section et l'immense développement de ces fleuves, où le courant est très lent, permettent aux très grandes espèces, telles que les Esturgeons par exemple, qui ne peuvent se maintenir dans les rivières de l'Europe occidentale, de s'y conserver malgré les poursuites dont elles sont l'objet, et il en résulte dans la faune fluviale de ces contrées une variété telle que les formes de notre faune française y sont toutes pour ainsi dire enclavées.

Nulle part, non plus, en Europe, le Poisson d'eau douce ne tient autant de place dans l'alimentation du peuple. Car on sait que ces populations pauvres observent, de par leur religion, un très grand nombre de jours maigres dans l'année.

Nulle part la pêche ne tient autant de place dans la vie rurale. Des populations entières, riveraines des lacs et des grands fleuves, vivent principalement et presque uniquement de poisson, et de poisson d'eau douce, ce qui n'a lieu presque nulle part en Europe.

Des industries considérables ont pour objet de recueillir, de saler, de fumer, d'exporter ce poisson, suivant des règlements compliqués et souvent ingénieux. Certains des produits ainsi préparés, le caviar par exemple, atteignent des prix très élevés. D'autres, plus vulgaires, commencent à pénétrer fréquemment sur nos marchés occidentaux.

Aussi est-il intéressant pour nous de nous tenir au courant de ce qui a pu être fait en Russie, tant au point de vue de la pisciculture qu'à celui de la pêche fluviale.

A priori, il semble évident que les règlements de pêche en usage en Russie, aussi bien que les procédés de pisciculture ou les procédés industriels d'exploitation, de préparation ou de vente des Poissons d'eau douce dans cette con-

trée, doivent mériter d'être étudiés par les spécialistes des autres pays.

D'assez nombreux travaux administratifs ou statistiques, dont plusieurs fort détaillés, ont été écrits en Russie, au point de vue pratique ou législatif, sur ces matières.

D'autre part, des naturalistes distingués, de nationalité russe, ont écrit sur la faune ichthyologique des eaux douces de leur pays. Leurs ouvrages sont nombreux et consciencieux.

Malheureusement, ces ouvrages, comme cette législation, sont à peu près lettre close pour les Occidentaux, et restent ignorés d'eux, à cause de l'emploi de noms spécifiques qui semblent des énigmes aux Français, et dont l'identification zoologique est difficile ou incertaine. A cet obstacle viennent encore se joindre, accessoirement, les difficultés qui résultent de l'emploi, dans ces textes, de la langue russe, peu connue en France, et de l'écriture russe, que peu de gens chez nous savent déchiffrer.

Les produits commerciaux provenant de la pêche sont plus difficiles encore à identifier que les espèces décrites par les zoologistes dans les livres d'histoire naturelle. Car ces produits, mutilés et dénaturés, nous arrivent sous des noms conventionnels ou locaux.

La difficulté résultant de la rareté de la connaissance de la langue russe parmi nous pourra s'atténuer avec le temps, à mesure que deviendront plus fréquentes et plus suivies les relations internationales. Mais la difficulté zoologique subsiste : l'étude des conditions biologiques de telle ou telle espèce, faite par des savants, des pêcheurs ou des éleveurs russes, au prix de longs et consciencieux efforts, perd tout son intérêt ailleurs, et l'on ne saurait se risquer, dans d'autres pays, à en faire des applications, si l'on ne sait pas avec certitude de quelle espèce zoologique il est question. On risquerait d'aboutir à de ces déboires qui rebutent les pisciculteurs les plus zélés.

C'est pourquoi nous avons pensé faire un travail utile

en établissant un répertoire qui donne, avec sûreté et avec précision, la concordance des noms zoologiques des espèces composant la faune ichthyologique de la Russie avec les noms indigènes, si difficilement déchiffrables et reconnaissables, dont les naturalistes français, aussi bien que les éleveurs et les négociants d'Occident, sont maintenant conduits à s'occuper d'une façon de plus en plus fréquente et de plus en plus suivie.

Nous avons été aidé dans cette tâche surtout par deux ouvrages russes. L'un est celui de M. Sabanieeff (1), classique depuis longtemps en Russie pour tous ceux qui s'occupent de la zoologie des Poissons d'eau douce et de la pisciculture. L'autre, plus récent, est celui de M. Varpakhovsky (2), publié en 1898, et qui, sous une forme plus résumée et plus abrégée, répond fort bien au but qui nous occupe. A citer aussi un bon ouvrage de M. Zolotnitchky sur les aquariums d'eau douce (3).

Nous avons utilisé d'autre part les documents qui nous ont été fournis par divers savants russes lors des congrès auxquels nous avons pris part, et notamment lors du Congrès international de zoologie de Moscou, auquel nous avons participé en 1892.

Enfin l'Exposition de Nijni Novgorod, en 1896, à laquelle nous avons assisté en qualité de délégué français, et où la section de la pêche avait un très grand développement et était admirablement organisée, nous a fourni des éléments nombreux, variés et très précis sur la matière.

Nous avons mis d'autre part en œuvre les matériaux que nous avons pu recueillir sur cette matière depuis dix ans dans les diverses parties de l'empire russe où nous avons séjourné et où nous avons suivi toujours avec intérêt les

(1) L.-P. Sabanieeff, *Ribi Rossiy. Jizn i lovlia nachikh priesnovodnikh Rib* 2 vol. in-8°. Moscou, Gautier, 1875 et suiv.

(2) N.-S. Varpakhovsky, *Opredialitel priasnovodnikh Rib Evropeiskaï Rossiy.* 1 vol. in-8°. Saint-Pétersbourg, A.-S. Souvorine, 1898.

(3) N.-O. Zolotnitchky, *Akvarioum lubitelia,* 1 vol. in-4°. Moscou, Kartzov, 1885.

questions se rattachant à l'ichthyologie, questions si bien étudiées par les savants de ce pays.

Le mémoire que nous présentons aujourd'hui comprend deux parties.

La première est un catalogue systématique des Poissons d'eau douce de la Russie d'Europe, dans l'ordre de leur classification naturelle. A la suite de leur nom scientifique sont indiqués les noms usuels qu'ils portent en Russie.

La seconde partie de ce travail est un répertoire alphabétique des noms russes, permettant de faire la recherche inverse, c'est-à-dire, étant donné un nom usuel, en langue russe, de trouver immédiatement à quelle espèce de la nomenclature zoologique il correspond.

Indications typographiques. — Les noms usuels français, lorsqu'il en existe, sont indiqués entre parenthèses à la suite du nom latin.

Les espèces qui n'existent pas dans la faune française sont marquées d'un astérisque *.

Parmi les noms russes cités à la suite du nom de chaque espèce, le nom véritable, généralement admis en Russie par les personnes au courant de la zoologie, et ne pouvant donner lieu à aucune équivoque, est imprimé en *caractère italique* et cité le premier. Les autres noms, impropres, locaux, ou faisant double emploi, sont cités à la suite, dans le même caractère. Parmi ceux-ci, nous n'avons mentionné que ceux qui, bien que parfois impropres, sont cependant usuels et d'un emploi assez général dans certaines régions assez étendues. C'est ainsi par exemple que la Loche, dont le nom vulgaire en russe est *Vioun*, est improprement appelée *Ougor* (Anguille) dans une très grande partie de la Russie. En pareil cas, nous avons mentionné, en seconde ligne toutefois, les noms ainsi détournés de leur acception véritable. Quand ces transpositions sont très localisées, nous nous sommes abstenus de les mentionner, pour ne pas multiplier outre mesure les noms d'espèces correspondant à chaque appellation vulgaire et pour ne pas rendre la nomenclature inextricable.

PREMIÈRE PARTIE

CATALOGUE SYSTÉMATIQUE

DES ESPÈCES DE POISSONS D'EAU DOUCE DE LA RUSSIE D'EUROPE

α. SOUS-CLASSE DES HYOBRANCHES.

DIVISION I. — BRANCHIOCÈRES.

SECTION A. — PLAGIOSTOMES.

ORDRE I. — SÉLACIENS.
ORDRE II. — CHIMÈRES.

DIVISION II. — ABRANCHIOCÈRES.

SECTION B. — GANOÏDES.

ORDRE I. — STURIONIENS.

FAM. ACIPENSERIDES.

G. *ACIPENSER*, Lin.

*1. Acipenser ruthenus, Lin. (Sterlet).
Sterliad.

*2. Acipenser schypa, Lov.
Chip, *Chipa;* dans le Dniepr, *Viz*, *Tchetchouga.*

N. B. — Les espèces étrangères à la faune française sont marquées d'un astérisque.

*3. **Acipenser Güldenstädtii**, Br.
Osietr, *Kosteriaki*, *Kosterki*, *Osietr rousskiy* (Esturgeon russe).

4. **Acipenser sturio**, Lin. (Esturgeon ordinaire).
Osietr, *Osietr niemetskiy* (Esturgeon allemand).

*5. **Acipenser stellatus**, Pall. (Esturgeon étoilé).
Sevriouga, *Pestriouga*, *Chevriouga*.

*6. **Acipenser huso**, Lin.
Bialouga.

SECTION C. — POISSONS OSSEUX OU TÉLÉOSTÉENS

ORDRE I. — LOPHOBRANCHES.
ORDRE II. — PLECTOGNATHES.
ORDRE III. — CHORIGNATHES.

SOUS-ORDRE I. — ACANTHOPTÉRYGIENS.

TRIBU I. — ACANTHOPTÉRYGIENS JUGULAIRES.
TRIBU II. — ACANTHOPTÉRYGIENS THORACIQUES.

FAM. GOBIIDES.

G. *GOBIUS* Art.

*7. **Gobius marmoratus**, Pall. (Gobie marbrée).
Bitchok.

*8. **Gobius melanostomus**, Pall. (Gobie à museau noir).
Bitchok tcherniy (Bitchok noir), *Bitchok pesotchniy*, *Gouban* (Grosses lèvres).

*9. **Gobius fluviatilis**, Pall. (Gobie de rivière).
Bitchok.

*10. **Gobius Kessleri**, Günth. (Gobie de Kessler).
Tolstogolovaïa Babka (Petite vieille à grosse tête), *Bitchok-golovan* (Bitchok à grosse tête).

*11. **Gobius gymnotrachelus**, Kessl.
Bitchok-gonetz (Bitchok-courrier ou Bitchok agile).

FAM. TRIGLIDES.

S.-FAM. DES COTTINIENS.

G. *COTTUS*, Art.

12. **Cottus gobio**, Lin. (Chabot de rivière).
Bitchok podkamenchtchik (Bitchok de sous les pierres).
Pop, *Bitchok*, *Podkamenchtchik*, *Chirokolovka*, *Baba-riba* (Poisson-vieille).

*13. **Cottus quadricornis**, Lin. (Chabot à quatre cornes).
Bitchok tchetirerogiy (Bitchok à quatre cornes).

FAM. PERCIDES.

S.-FAM. DES PERCINIENS.

G. *PERCA*, Art.

14. **Perca fluviatilis**, Lin. (Perche de rivière).
Okoun.

G. *LUCIOPERCA*, Cuv.

*15. **Lucioperca Sandra** (Sandre ordinaire).
Soudak, *Soudok.*

*16. **Lucioperca volgensis**, Pall. (Sandre du Volga).
Berch, *Berchik.*

G. *ASPRO*, Cuv.

*17. **Aspro zingel**, Lin. (Apron zingel).
Tchop.

G. *ACERINA*, Cuv.

18. **Acerina cernua**, Lin. (Gremille commune).
Yerch.

*19. **Acerina rossica**, Cuv. (Gremille russe).
Birioutchok, *Nossar*, *Babir.*

TRIBU III. — ACANTHOPTÉRYGIENS ABDOMINAUX.

FAM. GASTEROSTÉIDES.

G. *GASTEROSTEUS*, Lin.

20. **Gasterosteus aculeatus**, Lin. (Épinoche aiguillonnée).
Koliouchka trekhiglaïa (Épinoche à trois épines).
Koliouchka, *Kolioutchka*, *Voltchock*, *Khokholtcha*, *Kostuchka*.

21. **Gasterosteus pungitius**, Lin. (Épinochette piquante).
Koliouchka deviatiglaïa (Épinochette à neuf épines).
Koliouchka malaïa, *Voltchok* (dans le nord de la Lithuanie).

*22. **Gasterosteus platygaster**, Kessl. (Épinoche à ventre plat).
Koliouchka ploskobrukhaïa.
Zelenoï Koliouchki, *Travianoï Koliouchki*.

SOUS-ORDRE II. — MALACOPTÉRYGIENS.

TRIBU I. — MALACOPTÉRYGIENS PSEUDAPODES.
TRIBU II. — MALACOPTÉRYGIENS SUBRACHIENS.

FAM. GADIDES.

S.-FAM. DES LOTIENS.

G. *LOTA*, Cuv.

23. **Lota vulgaris**, Cuv. (Lotte commune).
Nalim, *Mentouz*, *Men*.

FAM. PLEURONECTIDES.

G. *PLEURONECTES*, Art.

24. **Pleuronectes cicatricosus**, Pall. (Pleuronecte chagriné).
Kambala.

TRIBU III. — MALACOPTÉRYGIENS ABDOMINAUX.

FAM. CYPRINIDES.

S. — FAM. DES CYPRINIENS.

G. *CYPRINUS*, Art.

25. **Cyprinus carpio**, Lin. (Carpe commune).
Karp, *Sazan*, *Karpa*, *Karpiy*, *Koropa*, *Sazana*.

S.-G. *Carassius*, Nills.

26. Carassius vulgaris, Nilss. (Carassin commun).
Karass.

G. *BARBUS*, Cuv.

27. Barbus vulgaris, Flemm. (Barbeau commun).
Ousatch-Miron, *Ousatch*, *Miron*, *Morena.*
*28. Barbus brachycephalus, Kessl. (Barbeau à tête courte).
Ousatch korotkogoloviy.
*29. Barbus tauricus, Kessl. (Barbeau de Crimée).
Ousatch Krimskiy (Ousatch de Crimée).

G. *TINCA*, Cuv.

30. Tinca vulgaris, Cuv. (Tanche commune).
Linn, *Obiknovenniy Linn.*

G. *GOBIO*, Cuv.

31. Gobio fluviatilis, Lin. (Goujon de rivière).
Peskar, *Piskar*, *Peskosov.*
*32. Gobio uranoscopus, Ag. (Goujon uranoscope).
Peskar dlinnooussiy.

S.-FAM. DES LEUCISCIENS.

G. *RHODEUS*, Agass.

33. Rhodeus amarus, Bl. (Bouvière commune).
Gortchak, *Yortchak*, *Gorkouchka*, *Vertouchka*, *Skozoba.*

G. *PHOXINUS*, Agass.

34. Phoxinus lœvis, Ag. (Vairon commun).
Golian riatchnoï (Golian des ruisseaux).
Golian, *Zolotaïa Ribka* (Petit Poisson d'or), *Kazatchok*, *Krasavka*, *Yelchanka.*
*35. Phoxinus stagnalis, Worp. (Vairon des étangs).
Golian ozerniy (Golian des lacs), *Brousok*, *Mol.*

G. *ABRAMIS*, Cuv.

36. **Abramis brama**, Lin. (Brême commune).
Lechtch, *Podlechtchik*.
*37. **Abramis ballerus**, Lin.
Siniets, *Sintchik*, *Singa*, *Sopa* (improprement).
*38. **Abramis sapa**, Pall. (Brême saupe).
Glazatch, *Sopa*, *Sapa*.
*39. **Abramis wimba**, Lin.
Sirt (dans l'ouest de la Russie), *Ribetz* (dans le sud).
*40. **Abramis Leuckartii**, Heck. (Brême de Leuckart).
Lechtch riaznovidniy, *Vsia-riba*.

G. *BLICCA*, Heck.

41. **Blicca björkna**, Art. (Brême bordelière).
Goustera, *Podlechtchik* (improprement).

G. *ALBURNUS*, Rond.

42. **Alburnus lucidus**, Heck. (Ablette commune).
Oukleika, *Oukleia*, *Bachkleika*, *Chekleika*, *Siniavka*, *Sin tiapa*.
43. **Alburnus bipunctatus**, Bl. (Ablette spirlin).
Vistrianka, *Pestrouchka*.
*44. **Alburnus chalcoïdes**, Guld. (Ablette bronzée).
Chemaïa, *Chamaïa*, *Seliava*, *Kizliarskaïa Seliedka* (dans le Terek).

G. *SCARDINIUS*, Bonap.

45. **Scardinius erythrophthalmus**, Lin. (Rotengle ordinaire).
Krasnoperka, *Plotva krasnoperaïa* (Gardon à ailerons noirs).

G. *LEUCISCUS*, Klein.

46. **Leuciscus rutilus**, Lin. (Gardon commun).
Plotva, *Plotitchka*, *Sorojka*.

Astrakanskaïa vobla (Vobla d'Astrakhan), *Azovskaïa taran* (Serte d'Azov).

*47. **Leuciscus Frasii**, Nordm. (Gardon de Fries).
Viriazoub.

G. *IDUS*, Heck.

48. **Idus melanotus**, Heck. (Ide jesse).
Yaz, *Podiazik*, *Moklietz.*

G. *SQUALIUS*, Bonap.

49. **Squalius cephalus**, Lin. (Chevaine meunier).
Golovl, *Galov*, *Galavl*, *Galoven*, *Goliavl.*

50. **Squalius leuciscus**. Heck. (Chevaine vandoise).
Yeletz, *Ialetz*, Klin.

*51. **Squalius Danilewskii**, Kessl. (Chevaine de Danilewski).
Yeletz Danilevskago (Yeletz de Danilewski).

* G. *ASPIUS*, Ag.

*52. **Aspius rapax**, Lesk.
Chieresper, *Jierek.*

* G. *LEUCASPIUS*, Heck.

*53. **Leucaspius delineatus**, Heck.
Verkhovka, *Mol*, *Ovsianka.*

*54. **Leucaspius relictus**, Warp.
Verkhovka ozernaïa (Verkhovka des lacs), *Yeletz* (à Nijni-Novgorod).

* G. *PELECUS*, Agass.

*55. **Pelecus cultratus**, Lin.
Tchekhon, *Tchecha*, *Sablia*, *Kosar.*

S.-FAM. DES CHONDROSTOMIENS.

G. *CHONDROSTOMA*, Agass.

56. **Chondrostoma nasus**, Lin. (Chondrostome nase).
Podoust, *Podouz*, *Monakh-Riba* (Poisson-moine).

FAM. DES COBITIDES.

G. *COBITIS*, Arted.

57. **Cobitis tænia**, Lin. (Loche de rivière).
Chtchipovka, *Kousaka*, *Souka*, *Siakoucha*.

G. *NEMACHILUS*, Van Hass.

58. **Nemachilus barbatulus**, Lin. (Loche franche).
Golietz, *Ousatch*.

G. *MISGURNUS*, Van Hass.

59. **Misgurnus fossilis**, Lin. (Loche d'étang).
Vioun, *Piskoun*, *Ougor* (improprement).

FAM. DES SILURIDES.

G. *SILURUS*, Lin.

60. **Silurus glanis**, Lin. (Silure glanis).
Som, *Soma*, *Som riatchnoï*.

FAM. DES CLUPÉIDES.

G. *CLUPEA*, Cuv.

61. **Clupea pontica**, Eichw. (Hareng de la mer Noire).
Sield, *Sield Kertchienskaïa* (Hareng de Kertch), *Seliedka*, *Bichenka*, *Astrakhanka*, *Pouzanok*.

*62. **Clupea pontica**, var. Kessleri, Gr. (Hareng de Kessler).
Sield tchernospinka (Hareng à dos noir), *Tchernospinka* (Dos noir), *Tchernonosik*.

*63. **Clupea delicatula**, Nordm. (Hareng délicat).
Sardielka, *Sardinka* (Petite Sardine), *Toulka*.

FAM. DES ESOCIDES.

G. *ESOX*, Cuv.

64. **Esox lucius**, Lin. (Brochet commun).
Chtchouka, *Chtchourenok*.

G. *UMBRA*, Kram.

*65. Umbra Krameri, Mull. (Ombre de Kramer).
Sobatchia riba (Poisson-chien).

FAM. DES SALMONIDES.

G. *SALMO*, Arted.

66. Salmo salar, Lin. (Saumon commun).
Losos, Lokh, Lonchak, Semga.
67. Salmo trutta, Lin. (Truite saumonée).
Koumja (au nord), *Taïmen* (dans le bassin de la mer Baltique).
68. Salmo trutta, var. fario, Pall. (Truite ordinaire).
Forel, Pestrouchka.
69. Salmo fluviatilis, Pall.
Taïmen, Krasoulia, Lenn.
*70. Salmo hucho, Lin. (Saumon heusch).
Dounaïskiy losos (Saumon de la Duna).
71. Salmo salvelinus, Lin. (Omble-chevalier).
Nerious, Palia, Palga.
72. Salmo alpinus, Lin.
Goliets.
*73. Salmo caspius, Kessl.
*74. Salmo sabrax, Pall.

G. *OSMERUS*, Arted.

75. Osmerus eperlanus, Lin. (Éperlan commun).
Koriouchka, Korioukha, Korechok.
76. Osmerus eperlanus, var. spirinchus, Pall.
Sniatok, Snitok, Snit.

G. *THYMALLUS*, Cuv.

77. Thymallus vulgaris, Nilss. (Ombre commune).
Kharious, Koutema (dans la région de la Kama).

* G. *STENODUS*, Pall.

*78. Stenodus nelma, Pall.
Nelma, *Nelmouchka*.
*79. Stenodus nelma, var. leucichthys, Güld.
Bieloribitsa, *Bilenkaïa* (Poisson blanc), *Aïst*.

G. *COREGONUS*, Arted.

*80. Coregonus albula, Lin.
Riapouchka, *Riapoukha*, *Seliedka*, *Pereïaslavskaïa Seliedka*.
*81. Coregonus Merckii, Günth.
Sig-Sield (Lavaret-hareng).
*82. Coregonus omul, Pall.
Omoul.
*83. Coregonus tugun, Pall.
Tougounok.
*84. Coregonus pelet, Lep.
Peled.
*85. Coregonus muksun, Pall.
Mouksoun, *Moksoun*.
86. Coregonus lavaretus, Lin. (Coregone lavaret).
Sig prokhodnoï (Sig proprement dit), *Sig*.
*87. Coregonus polcur, Pall.
Polkour, *Sig*.
*88. Coregonus nasus, Pall.
Tchir, *Chtchokour*.

ORDRE IV. — APODES.

FAM. DES ANGUILLIDES.

G. *ANGUILLA*, Cuv.

89. Anguilla fluviatilis, Heck. (Anguille commune).
Ougor riatchnoï, *Ougor*.

β. SOUS-CLASSE DES MARSIPOBRANCHES.

ORDRE DES CYCLOSTOMES.

FAM. DES PETROMYZONTIDES.

G. *PETROMYZON*, Arted.

90. **Petromyzon fluviatilis**, Lin. (Lamproie de rivière).
Riatchnaïa Minoga (Minoga de rivière).

*91. **Petromyzon Wagneri**, Kessl. (Lamproie de Wagner).
Voljskaïa Minoga (Minoga du Volga), *Minoga*, *Semidirka*, *Vioun* (impr.), *Ougor* (improprement).

92. **Petromyzon Planeri**, Bl. (Lamproie de Planer).
Routchevaïa Minoga (Minoga des ruisseaux ou de marais).

DEUXIÈME PARTIE

RÉPERTOIRE ALPHABÉTIQUE

DES NOMS USUELS, EN LANGUE RUSSE,
DES POISSONS D'EAU DOUCE EXISTANT DANS LA RUSSIE D'EUROPE
AVEC L'INDICATION DES NOMS ZOOLOGIQUES CORRESPONDANTS

1. Aïst (Poisson cigogne ou Poisson stérile), *Stenodus nelma*, var. *leucichthys*, Güld.
2. Astrakhanka, *Clupea pontica*, Eichw.
3. Astrakhanskaïa Vobla (Vobla d'Astrakhan), *Leuciscus rutilus*, Lin.
4. Azovskaïa Taran (Serte d'Azof), *Leuciscus rutilus*, Lin.

5. Baba-Riba (Poisson vieille-femme), *Cottus gobio*, Lin.
6. Babir, *Acerina rossica*, Cuv.
7. Babka tolstogolovaïa (Petite vieille à grosse tête), *Gobius Kessleri*, Günth.
8. Bachkleïka, *Alburnus lucidus*, Heck.
9. Berch, *Lucioperca volgensis*, Pall.
10. Berchik, *Lucioperca volgensis*, Pall.
11. Biéchenka, *Clupea pontica*, Eichw.
12. Biélenkaïa, *Stenodus nelma*, var. *leucichthys*, Güld.
13. Biéloribitsa (Poisson blanc), *Stenodus nelma*, var. *leucichthys*, Güld.
14. Biélouga, *Acipenser huso*, Lin.
15. Birioutchok, *Acerina rossica*, Cuv.

16. Bitchok, gen. *Gobius*, gen. *Cottus*, sp. *Cottus gobio*. Lin.
17. Bitchok golovan (Bitchok mulet), *Gobius Kessleri*, Günth.
18. Bitchok gonetz (Bitchok courrier), *Gobius gymnotrachelus*, Kessl.
19. Bitchok pesotchniy (Bitchok des sables) *Gobius melanostomus*, Pall.
20. Bitchok podkamenchtchik (Bitchok qui se cache sous les pierres), *Cottus gobio*, Lin.
21. Bitchok tcherniy (Bitchok noir), *Gobius melanostomus*, Pall.
22. Bitchok tchetirérogiy (Bitchok à quatre cornes), *Cottus quadricornis*, Lin.
23. Broussok, *Phoxinus stagnalis*, Warp.

24. Chamaïa, *Alburnus chalcoïdes*, Guld.
25. Chekleïka, *Alburnus lucidus*, Heck.
26. Chemaïa, *Alburnus chalcoïdes*, Güld.
27. Chevriouga, *Acipenser stellatus*, Pall.
28. Chieresper, *Aspius rapax*, Lesk.
29. Chip, *Acipenser schypa*, Lov.
29 *bis*. Chipa, *Acipenser schypa*, Lov.
30. Chirokolovka, *Cottus gobio*, Lin.
31. Chtchipovka, *Cobitis tænia*, Lin.
32. Chtchokour, *Coregonus nasus*, Pall.
33. Chtchouka, *Esox lucius*, Lin.
34. Chtchoukovyia, Esocides.
35. Chtchourenok, *Esox lucius*, Lin.

36. Forel, *Salmo fario*, Pall.

37. Galavl, *Squalius cephalus*, Lin.
38. Ganoïdniia, Ganoides.
39. Glazatch, *Abramis sapa*, Pall.
37 *bis*. Goliavl, *Squalius cephalus*, Lin.
40. Golian, *Phoxinus* in gen. sp. *Phoxinus lævis*, Ag.
41. Golian ozernoï (Golian des lacs), *Phoxinus stagnalis*, Warp.
42. Golian riatchnoï (Golian des rivières), *Phoxinus lævis*, Ag.
43. Golietz, *Nemachilus barbatulus*, Lin.

44. Golietz-losos (Saumon-loche), *Salmo alpinus*, Lin.
45. Goloven, *Squalius cephalus*, Lin.
45 *bis*. Golovl, Golov, *Squalius cephalus*, Lin.
46. Gorkouchka, *Rhodeus amarus*, Bl.
47. Gortchak, *Rhodeus amarus*, Bl.
48. Gouban (Grosses-lèvres), *Gobius melanostomus*, Pall.
49. Goustera, *Blicca bjorkna*, Art.

50. Jierek, *Aspius rapax*, Lesk.

51. Kambala, *Pleuronectes cicatricosus*, Pall.
52. Kambalovyia, PLEURONECTIDES.
53. Karass, *Carassius vulgaris*, Lin.
54. Karass oudlinenniy, *id.*
55. Karp, *Cyprinus carpio*, Lin.
55 *bis*. Karpa, *Cyprinus carpio*, Lin.
56. Karpovyia, CYPRINIDES.
57. Karpyia, *Cyprinus carpio*, Lin.
58. Kazatchek, Kazatchok, *Phoxinus lævis*, Ag.
59. Kharious, *Thymallus vulgaris*. Nilss.
60. Khokholtcha, *Gasterosteus aculeatus*, Lin.
61. Kizliarskaïa Seliedka, *Alburnus chalcoïdes*, Guld.
62. Klin, *Squalius leuciscus*, Heck.
63. Koliouchka, *Gasterosteus*, gen.
64. Koliouchka deviatiglaïa (Épinoche à neuf épines), *Gasterosteus pungitius*, Lin.
65. Koliouchka zelenaïa (Épinoche verdâtre), *Gasterosteus platygaster*, Kessl.
66. Koliouchka malaïa (Petite Épinoche), *Gasterosteus pungitius*, Lin.
67. Koliouchka ploskobrukhaïa (Épinoche à ventre plat), *Gasterosteus platygaster*, Kessl.
68. Koliouchka travianaïa (Épinoche des herbes), *Gasterosteus platygaster*, Kessl.
69. Koliouchka trekhiglaïa (Épinoche à trois épines), *Gasterosteus aculeatus*, Lin.
70. Koliouchkovzia, GASTÉROSTÉIDES.
71. Kolioutchka, *Gasterosteus* in gen. et sp. *G. aculeatus*, Lin.
72. Korechok, *Osmeruse perlanus*, Lin.

73. Korop, Koropa, *Cyprinus carpio*, Lin.
74. Koruchka, Koriouchka, *Osmerus eperlanus*, Lin.
74 *bis*. Korukha, Korioukha, *Osmerus eperlanus*, Lin.
75. Kossar, *Pelecus cultratus*, Lin.
76. Kosteriak, Kosteriaki *Acipenser Guldenstadtii*, Br.
76 *bis*. Kosterka, Kosterki, *Acipenser Guldenstadtii*, Br.
77. Kostistyia, Téléostéens.
78. Kostuchka, *Gasterosteus aculeatus*, Lin.
79. Krasavka, *Phoxinus lævis*, Ag.
80. Krasnoperaïa Plotva (Gardon à ailes noires), *Scardinius erythrophthalmus*, Lin.
81. Krasnoperka, *Scardinius erythrophthalmus*, Lin.
82. Krasoulia, *Salmo fluviatilis*, Pall.
83. Krouglorotyia, Cyclostomes.
84. Koumja, *Salmo trutta*, Lin.
85. Kousaka, *Cobitis tænia*, Lin.
86. Koutema, *Thymallus vulgaris*, Nilss.

87. Lechtch, *Abramis brama*, Lin.
88. Lechtch riznovidniy, *Abramis Leuckartii*, Heck.
89. Lenn, *Salmo fluviatilis*, Pall.
90. Linn, *Tinca vulgaris*, Cuv.
91. Lonchak, *Salmo salar*, Lin.
92. Lososevyia, Salmonides.
93. Losos, *Salmo salar*, Lin.
94. Losos dounaïskyi (Saumon de la Duna), *Salmo hucho*, Lin.
95. Lokh, *Salmo salar*, Lin.

96. Marena, *Barbus vulgaris*, Flemm.
97. Menn, *Lota vulgaris*, Cuv.
98. Mentouz, *Lota vulgaris*, Cuv.
99. Minoga riatchnaïa (Lamproie de rivière), *Petromyzon fluviatilis*, Lin.
100. Minoga routchevaïa (Lamproie des ruisseaux), *Petromyzon Planeri*, Bl.
101. Minoga voljskaïa (Lamproie du Volga), *Petromyzon Wagneri*, Kessl.
102. Missogovyia, Petromyzontides.

104. Miron, *Barbus vulgaris*, Flemm.
105. Mokletz, *Idus melanotus*, Heck.
106. Moksoun, *Coregonus muksun*, Pall.
107. Mol, *Phoxinus stagnalis*, Warp. *Leucaspius delineatus*, Heck.
108. Monakh-riba (Poisson-moine), *Chondrostoma nasus*, Lin.
109. Mouksoun, *Coregonus muksun*, Pall.
110. Nalim, *Lota vulgaris,* Cuv.
111. Nelma, *Stenodus nelma*, Pall.
111 *bis*. Nelmouchka, *Stenodus nelma*, Pall.
112. Nerious, *Salmo salvelinus*, Lin.
113. Nossar, *Acerina rossica*, Cuv.
114. Obiknovenniy Linn, *Tinca vulgaris*, Cuv.
115. Och, *Salmo hucho*, Lin.
116. Okoun, *Perca fluviatilis*, Lin.
117. Okounievyia, Percides.
118. Omoul, *Coregonus omul*, Pall.
119. Osietr, *Acipenser* gen. *Acipenser sturio* sp. et *Acipenser Guldenstadtii*, Br.
120. Osietr niemetskiy (Esturgeon allemand), *Acipenser sturio*, Lin.
121. Osietr rousskiy (Esturgeon russe), *Acipenser Guldenstadtii*, Br.
122. Osietrovyia, Acipensérides.
123. Ougor, *Anguilla fluviatilis*, Heck.
124. Ougor (Vioun), *Misgurnus fossilis*, Lin.
125. Ougor riatchnoï (Ougor de rivière), *Anguilla fluviatilis*, Heck
126. Ougor (minoga), *Petromyzon*, gen.
127. Ougrevyia, Anguillides.
128. Oukleïa, *Alburnus lucidus*, Heck.
128 *bis*. Oukleïka, *Alburnus lucidus*, Heck.
129. Ousatch, *Barbus vulgaris*, Flemm.
130. Ousatch (Golietz), *Nemachilus barbatulus*, Lin.
131. Ousatch korotkogoloviy (Ousatch à tête courte), *Barbus brachycephalus*, Kessl.
132. Ousatch Krimskiy (Ousatch de Crimée), *Barbus tauricus*, Kessl.

133. Ousatch-miron, *Barbus vulgaris*, Flemm.
134. Ovsianka, *Leucaspius delineatus*, Heck.

135. Palga, *Salmo salvelinus*, Lin.
135 *bis*. Palia, *Salmo salvelinus*, Lin.
136. Peled, *Coregonus pelet*, Lep.
137. Peskar, *Gobio fluviatilis*, Lin.
138. Peskar dlinnooussiy, *Gobio uranoscopus*, Ag.
139. Peskozov, *Gobio fluviatilis*, Lin.
140. Peskoroïka, *Ammocœtes branchialis* (larves de *Petromyzon*).
141. Pestriouga, *Acipenser stellatus*, Pall.
142. Pestrouchka (Truite), *Salmo fario*, Pall.
143. Pestrouchka (Ablette), *Alburnus bipunctatus*, Bl.
144. Piskar, *Gobio fluviatilis*, Lin.
145. Piskoun. *Misgurnus fossilis*, Lin.
146. Plotichka, *Leuciscus rutilus*, Lin.
147. Plotva, *Leuciscus rutilus*, Lin.
148. Plotva krasnoperaïa (Gardon ou Plotva à nageoires noires), *Scardinius erythrophthalmus*, Lin.
149. Podiazik, *Idus melanotus*, Heck.
150. Podkamenchtchik, *Cottus gobio*, Lin.
151. Podkamenchtchikayia, Gobiides.
152. Podlechtchik, *Abramis brama*, Lin.
153. Podlechtchik (Goustera), *Blicca bjorkna*, Art.
154. Podoust, *Chondrostoma nasus*, Lin.
154 *bis*. Podouz, *Chondrostoma nasus*, Lin.
155. Polkour, *Coregonus polcur*, Pall.
156. Pop, *Cottus gobio*, Lin.
157. Pouzanok, *Clupea pontica*, Eichw.
158. Prokhodnoï Sig, *Coregonus lavaretus*, Lin.

159. Ribetz, *Abramis wimba*, Lin.
160. Riapouchka, *Coregonus albula*, Lin.
160 *bis*. Riapoukha, *Coregonus albula*, Lin.
161. Riatchnaïa Minoga (Lamproie de rivière), *Petromyzon fluviatilis*, Lin.
162. Routchevaïa Minoga (Lamproie de marais), *Petromyzon Planeri*, Bl.

163. Sablia, *Pelecus cultratus*, Lin.
164. Sapa, *Abramis Sapa*, Pall.
165. Sardielka, *Clupea delicatula*, Nordm.
165 *bis*. Sardinka, *Clupea delicatula*, Nordm.
166. Sazan, Sazana, *Cyprinus carpio*, Lin.
167. Seliava, *Alburnus chalcoïdes*, Guld.
168. Seliedka. *Coregonus albula*, Lin. *Clupea pontica*, Eichw.
169. Seliedka kizliarskaïa, *Alburnus chalcoïdes*, Güld.
170. Seliedka pereiaslavskaïa, *Coregonus albula*, Lin.
171. Sevriouga, *Acipenser stellatus*, Pall.
172. Siakouchka, *Cobitis tænia*, Lin.
173. Sield, *Clupea pontica*, Eichw.
174. Sield Astrakhanka (Hareng d'Astrakhan). *Clupea pontica*, Eichw.
175. Sield Kertchenskaïa (Hareng de Kertch), *Clupea pontica*, Eichw.
176. Sield-pouzanok, *Clupea pontica*, Eichw.
177. Sield-sig (Hareng-lavaret), *Coregonus Merckii*, Günth.
178. Sield tchernospinka, *Clupea pontica*, var. *Kessleri*, Gr.
179. Sieldieviya, Clupéides.
180. Semga, *Salmo salar*, Lin.
181. Semidirka, *Petromyzon Wagneri*, Kessl.
182. Sig, *Coregonus* in gen.; sp. *Coregonus lavaretus*, Lin; *Coregonus polcur*, Pall.
183. Sigovaïa, Coregoniens.
184. Sig prokhodnoï (Sig proprement dit), *Coregonus lavaretus*, Lin.
185. Sig-Sield (Lavaret hareng), *Coregonus Merckii*, Günth.
186. Sinetz, Siniets, *Abramis ballerus*, Lin.
187. Singa, *Abramis ballerus*, Lin.
188. Siniavka, *Alburnus lucidus*, Heck.
189. Sintchik, *Abramis ballerus*, Lin.
190. Sintiapa, *Alburnus lucidus*, Heck.
191. Sirt, *Abramis wimba*, Lin.
192. Skozoba, *Rhodeus amarus*, Bl.
193. Sniatok, *Osmerus eperlanus*, var. *spirinchus*, Pall.
193 *bis*. Sniet, *Osmerus eperlanus*, var. *spirinchus*, Pall.
193 *ter*. Snietok, *Osmerus eperlanus*, var. *spirinchus*, Pall.
194. Sobatchia riba (Poisson-chien), *Umbra Krameri*, Müll.

195. Som, Soma, *Silurus glanis*, Lin.
195 *bis*. Som riatchnoï (Silure de rivière), *Silurus glanis*, Lin.
196. Somoviya, Silurides.
197. Sopa, *Abramis sapa*, Pall.
198. Sopa, improprement (pour Sinetz), *Abramis ballerus*, Lin.
199. Sorojka, *Leuciscus rutilus*, Lin.
200. Soudak, *Lucioperca sandra*, Cuv.
200 *bis*. Soudok, *Lucioperca sandra*, Cuv.
201. Sterliad, *Acipenser ruthenus*, Lin.
202. Souka, *Cobitis tænia*, Lin.

203. Taïmen, *Salmo fluviatilis*, Pall., et, dans le bassin de la mer Baltique, *Salmo trutta*, Lin.
204. Taran, *Abramis wimba*, Lin, et *Leuciscus rutilus*, Lin.
205. Taran Azovskaïa, *Leuciscus rutilus*, Lin.
206. Tolstogolovaïa Babka, *Gobius Kessleri*, Günth.
207. Treskovyia, Gadides.
208. Tougounok, *Coregonus tugun*, Pall.
209. Toulka, *Clupea delicatula*, Nordm.
210. Tchecha, *Pelecus cultratus*, Lin.
210 *bis*. Tchekhon, *Pelecus cultratus*, Lin.
211. Tchernonosik, *Clupea pontica*, var. *Kessleri*, Gr.
212. Tchernospinka (Dos noir), *Clupea pontica*, var. *Kessleri*, Gr.
213. Tchetchouga, *Acipenser schypa*, Lov.
214. Tchir, *Coregonus nasus*, Pall.
215. Tchop, *Aspro zingel*, Lin.

216. Vertouchka, *Rhodeus amarus*, Bl.
217. Verkhovka, *Leucaspius delineatus*, Heck.
218. Verkhovka ozernaïa (Verkhovka des lacs), *Leucaspius relictus*, Warp.
219. Viz, *Acipenser schypa*, Lov. (dans le Dniepr).
220. Vobla Astrakhanskaïa (Vobla d'Astrakhan), *Leuciscus rutilus*, Lin.
221. Voljskaïa Minoga. *Petromyzon Wagneri*, Kessl.
222. Voltchok, *Gasterosteus aculeatus*, Lin.; *Gasterosteus pungitius*, Lin. (dans le nord de la Lithuanie).
223. Vsia-riba (Poisson complet), *Abramis Leuckartii*, Heck.

224. Vioun, gen. *Cobitis*, *Misgurnus*, *Nemachilus*, sp. *Misgurnus fossilis*, Lin.
225. Vioun (Minoga), *Petromyzon* in gen. et sp. *Petromyzon Wagneri*, Kessl.
226. Vionoviya, Cobitides.
227. Viriazoub, *Leuciscus Frisii*, Nordm.
228. Vistrianka, *Alburnus bipunctatus*, Bl.

229. Yaz, *Idus melanotus*, Heck.
230. Yaletz, *Squalius leuciscus*, Heck.
230 *bis*. Yeletz, *Squalius leuciscus*, Heck.
231. Yeletz Verkhovka, ou improprement Yeletz (à Nijni-Novgorod), *Leucaspius relictus*, Warp.
232. Yeletz Danilevskago (Yeletz de Danilevsky), *Squalius Danilevskii*, Kessl.
233. Yelchanka, *Phoxinus lævis*, Ag.
234. Yerch, *Acerina cernua*, Lin.
235. Yortchak, *Rhodeus amarus*, Bl.

236. Zelenoï Koliouchki (Épinoche verte), *Gasterosteus platygaster*, Kessl.
237. Zolotaïa Ribka (Petit Poisson d'or), *Phoxinus lævis*, Ag.

DESCRIPTION PRÉLIMINAIRE

D'UNE NOUVELLE ESPÈCE DU GENRE

SPHYRION Cuv. (*SPHYRION AUSTRALICUS* n. sp.)

D'AUSTRALIE

Comparée à SPHYRION LÆVIS Quoy et Gaimard

Par SIG THOR,

CHRISTIANIA (NORVÈGE)

En examinant une nouvelle espèce du genre *Sphyrion* Cuv. (*Sphyrion norvegicus* n. sp.), appartenant au Muséum zoologique de l'Université à Christiania, j'ai eu besoin de comparer cette espèce au *Sphyrion lævis* Quoy et Gaimard.

M. le Professeur Dr Bouvier, Directeur du Laboratoire et du Musée entomologique de Paris, a eu l'obligeance de me prêter les exemplaires de ce genre que possède le Muséum de Paris, entre autres le célèbre exemplaire typique de *Quoy et Gaimard* (provenant du *Voyage autour du monde 1817-1820* de Freycinet), exemplaire connu dans la littérature sous le nom de : *Sphyrion lævigatus* (*Quoy et Gaimard*) *Cuvier*.

Plus tard M. le Professeur Bouvier ajouta encore quelques exemplaires du même genre, capturés par le capitaine Salles (1864) dans le canal d'Australie. Ces derniers exemplaires me paraissent appartenir à une espèce différente, non seulement de *Sph. lævis* Quoy et Gaimard, mais aussi des autres formes hyperboréennes.

A la demande de M. le Professeur Dr Bouvier, je donne ici une diagnose courte de la nouvelle espèce d'Australie, comparée à *Sph. lævis* Quoy et Gaimard.

I. — Sphyrion lævis, Quoy et Gaimard (1823).

Synonyme. — 1823 : Chondracanthe lisse = *Chondracanthus levis* (*lævis*) Quoy et Gaimard (Freycinet, *Voyage*, p. 541 et pl. LXXXVI, fig. 10).
1830. *Les Sphyrions* Cuvier (*Règne animal*, nouv. édit., t. III, p. 257).
— *Sphyrion lævigatus* Achille Comte (*Tableaux méthodiques* appartenant au *Règne animal* de Cuvier).
1829-44. *Sphyrion lævigatus* Guérin-Méneville (*Iconographie du Règne animal* de G. Cuvier, t. II; Zoophytes, pl. IX, fig. 4).
1837. *Sphyrion lævigatus* H. Kröyer (*Om Snyltekrebesne II, i Dansk Naturhistorisk Tidsskrift*. Kjöbenhavn, 1837, p. 192).
1840. *Sphyrion lævigatus* Milne-Edwards (*Histoire naturelle des Crustacés*. Paris, 1840, t. III, p. 525-26), etc.
1861-68. Cfr. Steensttrup-Lütken, C. Heller, prof. Claus, etc.

Le corps de cet animal est divisé en deux parties principales : le « marteau » et le « segment génital », ce dernier portant les deux « cordons ovifères et les « faisceaux de poils » ou « grappes de raisins ». Ces deux parties sont réunies par un pédoncule, « le cou ».

1. Le *marteau* (σφυρα) est, d'après l'interprétation du Professeur Kröyer, homologue à la tête ; mais, à mon sens, il comprend la tête et le thorax, c'est-à-dire la partie antérieure du corps. En faveur de cette opinion, je citerai ce fait que, dans cette espèce, et notamment dans le *Sph. australicus*, j'ai trouvé plusieurs paires de pattes transformées ou rudimentaires.

Le *marteau* (de *Sph. lævis*) a 14-15 millimètres de longueur, 4-6 millimètres de largeur et 3-4 millimètres d'épaisseur. La partie *buccale* fait une saillie d'environ $1^{mm},5$.

Les protubérances du marteau peuvent être interprétées comme des antennes, des appendices buccaux et des kormopodes rudimentaires (ou verruciformes). Sur le côté inférieur, au bord antérieur adhérent à la partie buccale, il y a deux grandes protubérances recourbées, que Kröyer (« *Bidrag til Kundskab om Snyltekrebsene* » « *i Naturhistorisk Tidsskrift* 3die *Række*, II, Bind. » Kbh. 1863-1864, p. 399-403) dans *Lesteira Lumpi* Kröyer, a interprétées comme des *antennes antérieures*.

Il est possible que cette interprétation soit correcte; mais peut-être ces appendices correspondent-ils à des mandibules.

Entre ces antennes, à leur base, Kröyer a trouvé, du côté ventral, des petits restes qui représentent peut-être les *antennes* de la deuxième paire; je n'ai pu voir ces appendices.

Dans *Sph. lævis* Qu. et Gaim. j'ai, au contraire, du *côté dorsal*, trouvé des *rudiments* d'une *paire d'organes* sous la forme de petits *crochets* cachés sous la peau. Ces organes rudimentaires, qui n'ont pas été observés, ou qui du moins n'ont pas été mentionnés par Quoy et Gaimard, Cuvier, Milne-Edwards et Kröyer, seraient, pour moi, une paire d'antennes rudimentaires. (Cfr. Pl. II, fig. 4 et 5.)

A la face inférieure de la partie buccale se trouvent deux papilles plus grosses et deux papilles plus grêles, qui sont probablement des maxilles rudimentaires ou des pattes maxillaires (pattes-mâchoires). Outre les deux extrémités du marteau, qui sont verruciformes, il y a du côté inférieur du marteau deux petites protubérances (ou verrues) et, sur le côté supérieur, deux autres pareilles, qui sont peut-être les restes de pattes rudimentaires.

2. Le *cou* ou pédoncule a une longueur de 7-8 millimètres et une épaisseur de 1-2^{mm},5; la partie la plus mince est près du marteau; la partie postérieure est la plus grosse. Le « cou » ne porte pas de rudiments d'organes externes.

3. Le *segment génital* ou *postabdomen* a la forme d'un disque à peu près semi-circulaire, épaissi suivant une ligne longitudinale médiane et sur les bords. Le disque a environ 9-10 millimètres de largeur et une longueur égale. Le bord postérieur du disque s'élargit au milieu en une protubérance, où l'on trouve la fente de l'anus. Cette protubérance est considérée par Kröyer comme un postabdomen rudimentaire.

4. Les *sacs ovigères* (ovisacs) ont environ 26 millimètres de

longueur et $1^{mm},2$ d'épaisseur ; ils se présentent comme deux cordons d'une structure déliée, mais solide.

5. Les *grappes de raisins* ou « faisceaux de poils » ont à peu près 10 millimètres. Elles sont très grêles et ramifiées.

D'après l'indication de Quoy et Gaimard : « deux de ces chondracanthes étaient placés sous la gorge d'un *gade* de *la baie de la Table*, au cap de Bonne-Espérance ».

II. — Sphyrion australicus n. sp.

Cette espèce est d'une structure plus robuste que le *Sph. lævis* Qu. et Gaim. ; les sacs ovigères surtout sont plus grands, et le marteau a des processus digitiformes très longs (des pattes transformées).

1. Le *marteau* mesure environ 20 millimètres de longueur, 2-8 millimètres de largeur et 5-8 millimètres d'épaisseur. Les protubérances digitiformes (pattes) ont environ 5 millimètres de longueur.

Le marteau est tordu d'à peu près 90° sur le cou, de manière que son axe longitudinal est perpendiculaire au disque du postabdomen.

La *partie buccale* a des *antennes* très grosses et saillantes de 3-4 millimètres environ.

Au contraire, il n'y a pas de petits *crochets* (*antennes* rudimentaires de la deuxième paire), comme j'en ai trouvé sous la peau dans *Sph. lævis* Qu. et Gaim.

Les *appendices buccaux* proprement dits, situés sur la face inférieure du marteau, ne sont pas très développés ; mais on peut y voir deux à trois paires de papilles (? maxilles ou pattes maxillaires).

Les *protubérances* digitiformes (pattes transformées) sont fortement développées. Il y en a trois paires (de 5 millimètres de longueur), accompagnées d'un tubercule (de la deuxième paire) ; un autre exemplaire a cette paire aussi développée.

a. La *première paire* s'est avancée si loin qu'elle renferme

les *antennes*; je l'ai donc considérée d'abord comme représentant les antennes.

b. Par derrière, sur la face ventrale du marteau, à côté des appendices buccaux, se trouve la deuxième paire, dans quelques exemplaires bien développés; dans l'exemplaire le plus grand il y a un tubercule seulement.

c-d. Près du bord postérieur du marteau sont situées les paires troisième et quatrième, dont les intermédiaires sont les plus longues. L'un des appendices de la troisième paire, celui du côté droit, est divisé en deux rames.

Ces protubérances digitiformes sont-elles des organes fixateurs, des sortes d'ancres pour augmenter l'adhérence du marteau, on ne peut le dire avec certitude ; toutefois on ne voit pas de quelle manière cet animal parasite (*Sph. australicus*) est fixé sur son hôte (un poisson).

2. Le *cou* ou *pédoncule* a 7 millimètres de longueur et 1-2 millimètres d'épaisseur ; sa forme est analogue à celle du *Sph. lævis* Quoy et Gaimard.

Le cou est fortement recourbé.

3. Le *segment génital* ou *postabdomen* a une longueur de 10-12 millimètres, une largeur de 15 millimètres et une épaisseur de 1-3 millimètres; d'ailleurs il ne diffère guère de celui des autres espèces du genre.

4. Les *sacs ovigères* (ovisacs) ont 30 millimètres de longueur et 2-2^{mm},5 d'épaisseur ; ils sont par conséquent d'une structure plus robuste que ceux du *Sph. lævis* Qu. et Gaim. Le diamètre d'un œuf est de 0^{mm},2-0^{mm},3.

5. Les *grappes de raisins* ont la forme et la grandeur de celles de *Sph. lævis* Qu. et Gaim., mais elles sont peut-être un peu moins ramifiées.

M. le *capitaine Salles* a pris ces exemplaires de *Sphyrion australicus* n. sp. en 1864 sur « la grande morue rouge d'*Australie* ».

Il est difficile de dire quel poisson peut être cette « morue rouge », parce que l'on *ne connaît pas* en Australie de *Gadus*, qui soit grand et rouge.

EXPLICATION DES FIGURES

PLANCHE XVII

Fig. 1-9 et 14. — *Sphyrion lævis* Quoy et Gaimard.

Fig. 1. — Face dorsale de l'animal (nat. gross.). — *h*, le marteau; *st*, le cou ; *g*, le segment génital ou postabdomen; *dk*, les grappes de raisins ou faisceaux de poils; *sac*, les sacs ovigères.
Fig. 2. — L'animal vu par la face ventrale.
Fig. 3. — Le marteau, la tête et le thorax, vus par devant. — *1p*, la protubérance 1 ; *4p*, la protubérance 4.
Fig. 4. — Le marteau vu par devant et un peu d'en haut pour montrer les petits crochets, les antennes rudimentaires.
Fig. 5. — La partie buccale vue d'en haut pour montrer les petits crochets et les maxilles, etc.
Fig. 6. — Les antennes vues par devant.
Fig. 7 et 9. — Les tubercules buccaux ou maxilles.
Fig. 8. La partie buccale proprement dite; les tubercules buccaux (maxilles ou pattes maxillaires).
Fig. 14. — Une partie terminale des appendices rameux.

PLANCHE XVIII

Fig. 10-17. — *Sphyrion australicus* n. sp.

Fig. 10. — L'animal dans sa situation naturelle, le cou recourbé.
Fig. 11. — L'animal vu de côté.
Fig. 12. — Face dorsale.
Fig. 13. — Face ventrale.
(Le marteau avec ses appendices.)
Fig. 15. — Le marteau très agrandi; les antennes (?), la partie buccale et les quatre paires de protubérances.
Fig. 16-17. — La partie buccale vue de côtés différents.

RECHERCHES

SUR LES

ORGANES REPRODUCTEURS MALES

DES COLÉOPTÈRES

(ANATOMIE COMPARÉE, HISTOLOGIE, MATIÈRE FÉCONDANTE)

Par L. BORDAS,

LICENCIÉ ÈS SCIENCES PHYSIQUES ET ÈS SCIENCES NATURELLES,
DOCTEUR ÈS SCIENCES, DOCTEUR EN MÉDECINE.

Les glandes génitales males des Coléoptères sont encore incomplètement connues, tant au point de vue anatomique qu'aux points de vue histologique et embryogénique, bien qu'un certain nombre d'entomologistes en aient donné quelques descriptions séparées et incomplètes, concernant soit un groupe, soit un genre. Ces organes présentent, en effet, dans cet ordre, une variété de formes si prodigieuse qu'il n'y a nullement lieu d'être étonné de l'insuffisance de nos connaissances à ce sujet. Aussi, frappé des variations extraordinaires que présente l'appareil génital mâle, non seulement de famille à famille, mais encore de genre à genre, avons-nous cherché à relier entre elles les diverses dispositions observées. Grâce aux nombreux échantillons que nous avons eus à notre disposition, il nous a été facile d'établir un trait d'union entre les diverses familles de coléoptères et de ramener toutes les variétés morphologiques qu'affectent leurs

organes reproducteurs à *deux formes types fondamentales*, autour desquelles peuvent se grouper toutes les autres.

HISTORIQUE

L'étude des organes génitaux mâles des Insectes fut commencée au XVIIe siècle par Swammerdam (1). Cet auteur, dans son ouvrage intitulé *Biblia naturæ*, composé vers 1669 et publié en 1737, a été le premier à décrire les organes internes de la génération chez les Insectes. Ses descriptions, quoique sommaires et incomplètes, sont cependant fort remarquables pour l'époque. C'est ainsi qu'il a représenté une vésicule (réceptacle séminal) annexée à l'oviducte de l'Abeille femelle et lui a attribué, à tort il est vrai, la fonction de sécréter une substance glutineuse destinée à coller l'œuf au fond de l'alvéole.

A peu près vers la même époque, un célèbre anatomiste de Bologne, Malpighi (2), en faisant l'anatomie interne du *Bombyx mori*, décrivit, à l'entrée de l'appareil génital femelle, une sorte de vésicule remplie de sperme (poche copulatrice). De plus, il observa chez le mâle des appendices des canaux déférents.

Plus tard, Hunter (3) constata que pendant la fécondation le pénis du mâle pénètre jusqu'à l'entrée de la poche copulatrice.

Cependant, ce n'est qu'au commencement de ce siècle que les entomologistes étudièrent, avec quelques détails et précision, les organes génitaux mâles des Insectes. Herold (4) fut un des premiers qui, à cette époque, s'engagèrent dans cette voie. Il fit des observations nombreuses et intéressantes sur le développement des organes génitaux du Papillon du Chou (*Pieris brassicæ* L.).

(1) Swammerdam, *Biblia naturæ sive Historia Insectorum*. Leyde, 1737.
(2) Malpighi, *Dissertatio epistolica de Bombyce*, 1669.
(3) Hunter, *Observations on Bees* (Philosop. Trans., 1792).
(4) Herold, *Entwickelungsgeschichte der Schmetterlinge*, 1815.

Les recherches de Gaede (1) et celles de Hegetschweiler (2) sont remarquables par l'abondance des détails, mais manquent parfois de précision. Ce dernier auteur s'efforce d'établir des comparaisons absolument erronées : c'est ainsi qu'il compare les glandes annexes des Insectes à celles de Cooper et à la prostate des Mammifères.

Dans ses *Recherches anatomiques sur la femelle du Drile jaunâtre*, V. Audouin (3) décrit, à la fin de son mémoire, les organes reproducteurs du mâle de cette espèce. Ces organes, dit-il, se composent de deux petits testicules, offrant à leur surface des tubercules arrondis qui sont autant de capsules spermatiques s'ouvrant dans une cavité commune, laquelle se continue avec le canal déférent, long et flexueux. Vient ensuite le canal éjaculateur qui porte, à son origine, deux paires de vésicules séminales. Cette description, ainsi que celle de l'appareil copulateur, quoique sommaire, est néanmoins fort remarquable pour l'époque.

Deux ans après ses études sur le Drile, V. Audouin (4) fit paraître un nouveau mémoire, relativement complet, sur l'organisation extérieure et l'anatomie interne des Cantharides. La description des organes générateurs mâles fait l'objet d'un paragraphe spécial. Les testicules sont composés d'une infinité de petites capsules en sachets, groupées à la circonférence de l'axe et serrées les unes contre les autres. Chaque capsule aboutit, par son ouverture, dans le centre du testicule duquel part le canal déférent. Les vésicules séminales, au nombre de quatre, ont chacune des formes, une organisation et un développement différents. Le conduit spermatique commun prend naissance au point de réunion

(1) Gaede, *Beiträge zur Anatomie der Insecten*, 1815.

(2) Hegetschweiler, *Dissertatio inaug. Zootomica de Insectorum genitalibus*. Turici, 1820.

(3) V. Audouin, *Recherches anatomiques sur la femelle du Drile jaunâtre et sur le mâle de cette espèce* (Annales des Sciences naturelles, t. II, p. 443, 1824).

(4) Id. *Recherches pour servir à l'histoire naturelle des Cantharides* (Note lue à l'Acad. des sciences le 3 septembre 1826).

des canaux déférents et des vésicules séminales. Cette description a été heureusement complétée, en 1886, par le Dr H. Beauregard et la figure d'Audouin reproduite, sans modification, en 1896, par A. Acloque dans sa *Faune des Coléoptères* (1).

De tous les zoologistes du commencement de ce siècle, L. Dufour est un de ceux qui ont apporté la plus large contribution à l'étude de l'organisation interne des Arthropodes. Ses descriptions sont généralement si exactes, si précises, ses recherches si nombreuses, si variées et se rattachent à des sujets si divers qu'on peut, à juste titre, le considérer comme le créateur de l'anatomie entomologique. Certaines de ses figures (le tube digestif du Carabe, par exemple), faites il y a trois quarts de siècle, ont résisté à tous les progrès accomplis dans ces dernières années par les sciences naturelles et sont encore intercalées dans les traités de zoologie les plus récents.

Ses travaux anatomiques *sur les Organes de la génération des Carabiques et de plusieurs autres insectes Coléoptères* (2), parus en 1825, sont remarquables par la précision et l'exactitude des descriptions. Les diverses familles des Coléoptères (*Carabiques*, *Cicindélides*, *Brachélytres*, *Serricornes*, *Clavicornes*, *etc...*) sont successivement passées en revue. Pourtant, il attribue à certains organes des fonctions qu'ils n'ont pas en réalité. C'est ainsi qu'il désigne sous le nom de *vésicules séminales* des appendices, ordinairement tubuleux ou ovoïdes, dont le rôle est nettement sécréteur (*glandes annexes*). L. Dufour reconnaît cependant avec raison, qu'à l'époque de la reproduction de l'espèce, les glandes génitales mâles se présentent avec un aspect fort différent de ce qu'elles étaient avant cette époque. La turgescence des canaux spermatiques, dit-il encore, met en évidence des conduits qui demeureraient imperceptibles sans cette condition et donne

(1) Voy. page 31, fig. 25.

(2) L. Dufour, Voy. les Annales des Sciences naturelles, t. VI, p. 150 et suiv., 1825.

souvent à l'abdomen un volume considérable. En résumé, bien qu'elles présentent parfois quelques erreurs de détail, les recherches de Dufour constitueront toujours les premières et solides assises sur lesquelles s'élèveront les travaux futurs sur l'anatomie des Insectes.

La belle monographie du Hanneton par Straus-Durkheim (1) peut être considérée comme un modèle du genre. Les monographies faites ultérieurement sur certains Arthropodes (Écrevisse, Blatte, etc.) ne sont qu'une imitation de ce premier travail, devenu classique. L'auteur décrit, avec minutie et précision, tous les organes internes du Hanneton. Aussi, les divers entomologistes qui, plus tard, se sont occupés des organes génitaux n'ont-ils eu que fort peu à ajouter aux détails de Straus.

Après L. Dufour, Straus, etc., Suckow (2) s'occupa également de l'appareil génital mâle des Coléoptères; mais, au lieu de décrire, comme l'avait fait Dufour, les nombreuses formes observées dans les différentes espèces, il essaya, guidé par de fausses idées philosophiques, d'établir un groupement morphologique dans lequel il classa les divers types d'organes. Sa classification des testicules en testicules linéaires, spiralés, rameux, etc..., n'a pas survécu. Il en est de même de sa comparaison des glandes génitales avec le tube digestif. D'autre part, les appendices glandulaires, décrits par Dufour comme des vésicules séminales, furent désignés par Suckow sous les noms de *réservoirs urinaires*. Aussi, toutes ces erreurs ont-elles fait que son œuvre a laissé peu de traces dans la science entomologique.

De tous les anciens entomologistes, Burmeister (3) (1832) est un de ceux qui ont donné une description des plus exactes de l'appareil copulateur de certains Coléoptères. D'autre part,

(1) Straus-Durkheim, *Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés, auxquelles on a joint l'anatomie descriptive du Hanneton*, in-4°, 1828.

(2) Suckow, *Geschlechtsorgane der Insekten* (Heuzinger's Zeitsch. für org. Physik, II, 1828.)

(3) Burmeister, *Handbuch der Entomologie*, I, Berlin.

à l'exemple de plusieurs de ses devanciers, il a essayé de diviser, en se basant uniquement sur les caractères extérieurs, les diverses variétés de formes qu'affectent les testicules, en quatre groupes principaux qu'il a subdivisés à leur tour. Les testicules composés, par exemple, comprennent les types rameux, granuleux, vésiculeux, etc... Pour lui, les testicules du Blaps (type granuleux) sont constitués par une ampoule à la surface de laquelle sont fixés de nombreux acini. Les descriptions de Dufour, reproduites plus tard par Escherich, sont seules exactes et nous donnent, avec quelque précision, la structure des organes reproducteurs du Blaps.

Après ces recherches générales, d'autres zoologistes se sont occupés de l'étude de l'armure copulatrice. On découvre, dit Ormancey (1), dans l'étui pénial des Coléoptères des rapports de tribu qui concordent avec leurs mœurs. On ne doit pourtant se servir de cet organe que comme révélant un rapport et non comme un moyen spécifique de classification. Pourtant, la méthode proposée peut, au dire de l'auteur, permettre de séparer une espèce douteuse par l'observation attentive des différentes pièces cornées qui composent l'armure du pénis ou étui pénial. Cet étui est formé d'un certain nombre de pièces qui sont : le *pédoncule*, les *valves*, l'*armure* et le *pénis*. Ce dernier, contrairement aux trois pièces antérieures, est membraneux, blanchâtre et filiforme. Grâce à la forme de ces diverses pièces, il est possible, d'après Ormancey, de reconnaître la *tribu* à la forme générale de l'étui pénial ; le *genre* à la forme des valves ; *l'espèce* à l'armure, à sa base et à son extrémité. Comme application de sa méthode, l'auteur cherche à caractériser, d'après la structure de l'étui pénial, certaines tribus telles que celles des *Carabiques*, des *Hydrocanthares*, des *Lamellicornes*, etc.

Bien que présentant quelque intérêt, cette étude est trop incomplète et s'applique à un trop petit nombre d'espèces

(1) Ormancey, *Recherches sur l'étui pénial considéré comme limite de l'espèce dans les Coléoptères* (Annales des Sciences naturelles : Zool., 3e série, t. XII, 1849).

pour servir à la détermination des Coléoptères. Les caractères tirés de l'organisation interne sont, ce me semble, bien plus propres à permettre le groupement naturel des diverses tribus entre elles.

Dans ses remarquables *Recherches sur l'armure génitale des Insectes* (1), M. de Lacaze-Duthiers a cherché à résoudre le problème suivant : Existe-t-il un plan unique dans la composition des oviscaptes et des verges des Insectes? De même que Savigny avait montré l'analogie des diverses pièces qui composent les appendices buccaux si différents des Insectes, de même Lacaze-Duthiers a recherché le type fondamental des armures génitales femelles, ainsi que les portions du squelette tégumentaire qui servent, par leurs modifications, à produire les diverses pièces. L'auteur commence son travail par une étude anatomique et comparative approfondie des parties constituantes de l'armure génitale femelle dans l'ordre des Hyménoptères. Les différentes pièces de l'armure femelle sont soigneusement étudiées chez les *Guépiaires*, les *Ichneumonides*, les *Urocérides*, les *Tenthrédines*, les *Chrysides*, etc. Après les Hyménoptères, d'autres ordres d'Insectes, tels que les Névroptères, les Coléoptères, les Diptères, sont successivement passés en revue par l'auteur.

Al. Laboulbène (2), dans une étude *sur les Appareils de la digestion et de la reproduction des Buprestides*, décrit, aux points de vue anatomique et physiologique, le tube digestif et consacre un chapitre tout entier à l'étude des appareils générateurs mâle et femelle de l'*Anthaxia manca* L. Les testicules de cet Insecte sont arrondis et constitués par une agglomération de tubes d'une grande finesse, enroulés dans tous les sens et qui vont se rendre au même conduit, après avoir formé six dilatations à leur base.

Peu de temps après les études de Laboulbène, L. Dufour

(1) De Lacaze-Duthiers, *Recherches sur l'armure génitale des Insectes* (Annales des Sciences naturelles, 3e série, t. XII, XIV, XIX, 1849-50-52-53).

(2) Al. Laboulbène, *Recherches sur les appareils de la digestion et de la reproduction du Buprestis* (Anthaxia) *manca* L. (Archives entom. de Thomson, t. I, p. 204, Pl. XII, 1857).

fit paraître une note (*Fragments d'anatomie entomologique sur les Buprestides*) et décrivit l'appareil génital mâle du *Corœbus bifasciatus*.

Laboulbène considère comme *glandes* les organes désignés par Dufour sous le nom de *vésicules séminales*. C'est précisément parce qu'il y a trouvé des granulations d'aspect graisseux, blanchâtre, et un fluide mêlé de cellules épithéliales, sans spermatozoïdes, qu'il reste dans le doute sur leur véritable rôle comme réceptacles séminaux. Il croit que ce sont des organes qui sécrètent un liquide servant à la composition ultime du sperme. Lacordaire (1) avait émis antérieurement une opinion analogue à celle de Laboulbène. Siebold (2) partage également les mêmes idées.

Leydig (3), dans ses classiques travaux sur l'anatomie des Insectes, passe très rapidement sur les glandes reproductrices mâles des Coléoptères. Pourtant, au sujet des glandes annexes, il fait remarquer que l'intima chitineuse interne y fait toujours défaut, tandis qu'elle existe dans la plupart des autres glandes qu'on trouve dans le corps des Insectes. Ces glandes accessoires, ajoute-t-il encore, débouchent ensemble, avec les vésicules séminales, à l'extrémité antérieure du conduit éjaculateur, ou bien vont s'ouvrir dans ces vésicules avant que celles-ci n'atteignent le canal excréteur commun. Il a, de plus, reconnu, chez certains Coléoptères (*Lamia*), l'existence de plusieurs paires de glandes annexes.

En 1860, Ch. Roussel (4), dans une note de deux pages présentée à l'Académie des sciences, résume le résultat de ses recherches sur les organes générateurs des Scarabéides. L'auteur se borne à des considérations générales sur les glandes reproductrices mâles et femelles et ne fait guère que confirmer les études de Dufour sur cette question. Il termine

(1) Lacordaire, Voy. *Introduction à l'Entomologie*, II, 1838.

(2) Siebold, Voy. le *Manuel d'Anatomie comparée*, édition Roret, 1850.

(3) F. Leydig, *Zur Anatomie der Insecten* (Arch. f. Anatomie, 1859).

(4) Ch. Roussel, *Recherches sur les organes génitaux des Insectes Coléoptères de la famille des Scarabéides* (Comptes Rendus de l'Acad. des sciences, t. L, p. 158, 1860).

sa note en concluant que les modifications morphologiques des glandes génitales peuvent servir à caractériser non seulement les tribus, mais même les genres très voisins.

Laissant complètement de côté les glandes génitales internes, le Dr Régimbart (1), dans des recherches publiées en 1877, étudie successivement les organes copulateurs mâles et ceux de la femelle, puis l'accouplement chez les Dytiques. Reprenant ensuite l'étude incomplète d'Ormancey, il décrit et figure le *pédoncule*, les *valves* et l'*armure* ou *dard* de l'appareil copulateur. La description d'un type unique d'appareil n'a pas permis à Régimbart de généraliser ; aussi préférons-nous, à cause de sa simplicité, la nomenclature de C. Verhoeff. Les différentes phases de l'accouplement du Dytique sont décrites par l'auteur d'une façon très minutieuse.

Une bonne description histologique des glandes annexes des organes génitaux mâles des Locustes et des Criquets a été, en 1880, donnée par Minot (2).

G. Kraatz (3) a étudié avec soin les organes copulateurs des Coléoptères et a démontré, à l'exemple d'Ormancey, tout le parti qu'on pourrait en tirer pour la classification et la détermination des espèces.

Les travaux de F. Nusbaum (4) sont surtout relatifs au développement des glandes sexuelles chez les Insectes. D'après cet auteur, les vésicules séminales sont d'origine ectodermique et doivent naître d'épaississements cutanés du quatrième avant-dernier segment abdominal. Pour Wheeler (1893), ces mêmes vésicules sont, au contraire, nettement mésodermiques.

(1) Régimbart, *Recherches sur les organes copulateurs et sur les fonctions génitales dans le genre Dytiscus* (Annales de la Soc. entom. de France, t. XLVI, p. 263, 1877).

(2) Minot, *Histology of the Locust and Criquet* (Second Report of the United States Entomol. commission, p. 183, 1880).

(3) G. Kraatz, *Ueber die Wichtigkeit der Untersug. des männlichen Begattungsgliedes der Käfer f. System. u. Artunterscheidung.* (Deutsche Ent. Zeitung, p. 113-126, 1881).

(4) F. Nusbaum, *Zur Entwick. der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insecten* (Zoolog. Anzeiger, p. 637-643, 1882).

On trouve dans le mémoire de Palmen (1), intitulé *des Conduits excréteurs des organes génitaux des Insectes*, une foule d'aperçus nouveaux qui avaient échappé à ses devanciers. Pour cet entomologiste, la partie impaire terminale (conduit éjaculateur) des glandes génératrices des Insectes est une formation secondaire provenant d'une partie primitivement double. Cette portion terminale, simple et impaire, a dû se former suivant deux modes particuliers, soit :

1° Par confluence des canaux déférents, ou 2° par invagination des téguments.

Dans ses remarquables recherches sur les Insectes vésicants, H. Beauregard (2) consacre un long chapitre à l'appareil génital mâle des genres *Cantharis*, *Meloe*, *Lytta*, *Mylabris*, *Epicauta*, *Zonitis*, etc. L'auteur reprend les descriptions ordinairement très sommaires et parfois inexactes de Dufour, d'Audouin, de Brandt et Ratzburg et poursuit ses investigations sur un bien plus grand nombre d'espèces que ses prédécesseurs. Bien que l'appareil générateur mâle de chaque espèce fasse l'objet d'une étude spéciale fort complète, H. Beauregard prend cependant pour type de sa description l'organe de la Cantharide ordinaire.

Chez la *Cantharis vesicatoria*, les testicules sont à peu près sphériques, incolores et formés d'un très grand nombre de tubes allongés et renflés en massue à leur extrémité libre. Le canal déférent comprend une portion épididymaire grêle, allongée et enroulée plusieurs fois sur elle-même. Le tube s'élargit ensuite peu à peu pour former une sorte de réservoir spermatique contenant toujours des spermatozoïdes. Le canal éjaculateur de la Cantharide s'évase à son extrémité antérieure, de manière à former une sorte d'urne arrondie, dans laquelle débouchent les canaux déférents et les glandes accessoires.

(1) F.-A. Palmen, *Ueber paarige Ausführungs. der Geschlechtsorgane bei Insecten*, mit 5 Taf., 1884.

(2) Beauregard, *Recherches sur les Insectes vésicants* (Journal de l'Anat. et de la Physiol., p. 524-546, et 1887, p. 124-144, avec planches).

Contrairement aux descriptions anatomiques d'Audouin, H. Beauregard ne reconnaît, chez la Cantharide, que l'existence de trois paires de glandes accessoires, s'ouvrant dans la portion antérieure renflée du conduit éjaculateur. De ces trois paires d'appendices glandulaires, les médians, insérés plus en avant que les autres, s'enroulent en forme de crosse à leur extrémité libre et sont désignés sous le nom de *glandes scorpioïdes*. Les parois de ces glandes comprennent intérieurement un épithélium formé par des cellules cylindriques qui ne présentent pas les mêmes caractères sur toute l'étendue du tube. En effet, des coupes transversales pratiquées dans les régions postérieure et médiane de l'organe montrent deux bourrelets latéraux épais, formés par de très longues cellules, tandis que les espaces intermédiaires sont tapissés par un épithélium à cellules courtes, mesurant à peine 12 μ de hauteur. Les tubes scorpioïdes sont des glandes muqueuses spéciales annexées à l'appareil reproducteur, mais nullement des réservoirs spermatiques. Leur contenu n'est pas homogène et se trouve constitué, dans les régions postérieure et moyenne de chaque tube, par une matière légèrement jaunâtre, très dense et élastique. La portion grêle de chaque tube scorpioïde est remplie d'une matière semi-liquide, présentant des vacuoles et des cristaux en même temps que de fines granulations radiées.

La deuxième paire de glandes annexées à l'appareil génital mâle des Insectes vésicants est constituée par deux petits tubes remplis d'une substance gélatineuse, parsemée de fines granulations périphériques.

Enfin, la troisième paire (*glandes à cantharidine*) consiste en deux longs tubes moniliformes, à parois très minces et à contenu hyalin. Ces derniers organes jouent le rôle de réservoirs séminaux et sont le lieu d'élection de la *cantharidine*. Enfin, l'auteur termine son étude par la description histologique des testicules, des canaux déférents et par le mode de développement des spermatozoïdes. De plus, deux paragraphes spéciaux sont également consacrés

aux organes mâles externes et à l'appareil copulateur.

Miall et Denny (1), au cours de leur intéressante et complète monographie de la Blatte, décrivent avec force détails les organes reproducteurs mâles de cet Orthoptère. Les parties essentielles de ces glandes sont : les testicules, les canaux déférents, le conduit éjaculateur et les glandes accessoires, très variables quant à leurs formes et qu'ils divisent en *utriculi majores* et *utriculi minores*.

Un mémoire utile à consulter et fort documenté est celui du Dr E. Ballowitz (2), consacré à la structure et à la morphologie des spermatozoïdes des Coléoptères. L'auteur fait tout d'abord l'historique complet de la question jusqu'en 1890, puis décrit et représente, avec minutie et une grande abondance de détails, les nombreuses formes qu'affectent les spermatozoïdes des *Copris*, des *Melolontha*, des *Chrysomela*, des *Hydrophilus*, des *Lamia*, des *Calathus*, etc.

Bien que se rapportant indirectement à notre sujet, nous devons cependant signaler un mémoire d'Auerbach (3) (1893) concernant l'étude du sperme et des spermatozoïdes du *Dytiscus marginalis*.

C. Verhoeff (4) considère certaines parties de l'appareil reproducteur (*testicules*, *canaux déférents*) comme des organes génitaux primaires, tandis que le *conduit éjaculateur* et l'*armure copulatrice* sont des organes secondaires. Mais, le grand mérite de l'auteur est surtout d'avoir établi une classification simple et naturelle de l'appareil copulateur des Coléoptères. Verhoeff a étudié cet appareil au point de vue comparatif et l'a ramené, malgré son apparente complexité, à un

(1) Miall et Denny, *The structure and live-history of the Cockroach* (Periplaneta orientalis), 1886.

(2) Em. Ballowitz, *Untersuchungen über die Strucktur der Spermatozoen*, etc. — *Die Spermatozoen der Insekten* : I. *Coleopteren* (Zeitsch. f. Wiss. Zool., 50, 1890).

(3) L. Auerbach, *Ueber merkwürdige Vorgänge am Sperma von Dytiscus marginalis* (Sitzungeb. d. K. preus. Akad. d. Wiss., XVI, 1893).

(4) C. Verhoeff, *Vergleichende Unters. über die Abdominalsegmente und die Kopulationsorgane der männlichen Coleopteren ein Beitr.*, etc. (Deutsche Entom. Zeitsch., p. 113-170, 4 Taf., 1893).

type simple fondamental auquel peuvent se rapporter toutes les formes secondaires. Chez toutes les espèces, il a constaté : 1° l'existence d'une pièce médiane (pénis), destinée à recevoir le conduit éjaculateur, et 2° deux pièces latérales, enveloppant la première, qu'il a appelées *paramères*. Quand ces dernières, au lieu d'être simples, se divisent en plusieurs parties, il les distingue en *parties basales*, *parties médianes* et *parties terminales*.

Dans ses recherches sur le système génital mâle des Coléoptères, K. Escherich (1) étudie tout particulièrement trois espèces : le *Carabus morbilosus*, le *Blaps gigas* et l'*Hydrophilus piceus*. Il reprend tout d'abord les descriptions anatomiques de ses prédécesseurs et fait ensuite une étude histologique assez détaillée du canal déférent, des glandes appendiculaires (glandes annexes) et du conduit éjaculateur. Frappé des innombrables variétés de formes qu'affectent les organes mâles des Coléoptères, il essaye, ce dont on ne peut que le louer, de les ramener à un petit nombre de systèmes simples fondamentaux.

Il recherche également quelle est l'origine de la partie impaire terminale des glandes génitales des Carabiques. Cette question peut se résoudre, soit en suivant pas à pas le développement embryogénique, soit en étudiant l'organe complètement développé. C'est cette dernière voie qu'a suivie Escherich. Les tissus d'origine ectodermique sont tous caractérisés par la présence d'une cuticule chitineuse interne (*intima*) provenant d'une sécrétion cellulaire. Cependant, dit l'auteur, l'absence d'une cuticule n'exclut pas toujours l'origine ectodermique (sécrétion glaireuse). Les glandes appendiculaires de l'appareil génital mâle des Coléoptères sont divisées par Escherich en deux groupes :

1° Les *mésadénies* qui sont des évaginations des canaux déférents, d'origine mésodermique ;

Et 2° les *ectadénies*, sortes d'appendices glandulaires d'ori-

(1) K. Escherich, *Anatomische Studien über den männliche Genitalsystem de Coleopteren* (Zeitsch. f. Wiss. Zool., t. LVII, p. 620 et suiv., 1894).

gine ectodermique, provenant d'une évagination des conduits éjaculateurs.

En résumé, l'ensemble du travail du Dr Escherich est surtout caractérisé par la nouveauté des aperçus et par les considérations générales.

Au cours de recherches antérieures, faites en 1895, sur l'*Appareil génital mâle des Hyménoptères* (1), nous avons reconnu que cet appareil, malgré son apparente complexité, peut se ramener à un schéma général dont chaque partie ne diffère, d'une espèce à l'autre, que par sa forme plus ou moins régulière ou son volume plus ou moins considérable. L'appareil générateur mâle comprend, chez tous les Hyménoptères, six parties : les testicules, les canaux déférents, les vésicules séminales, les glandes accessoires, les canaux éjaculateurs et l'armure copulatrice. Toutes ces parties se retrouvent chez les *nymphes*, avec cette différence que les vésicules séminales n'apparaissent que sous forme de renflements plus ou moins accentués des canaux déférents et que les glandes accessoires ne sont que de *simples diverticules creux* placés à l'origine des conduits éjaculateurs.

Les organes internes de l'appareil génital mâle des Orthoptères ont été étudiés par A. Fénard (2) en 1896. L'auteur constate que des annexes internes du conduit éjaculateur existent chez tous les Orthoptères propres, sauf chez les Blattides. Miall et Denny ont cependant décrit, en 1886, des glandes annexes de l'appareil génital mâle chez la *Periplaneta orientalis*. Toutes les familles d'Orthoptères, sauf les Phasmidæ, ont été passées en revue par Fénard qui signale l'existence de vésicules séminales chez les Forficulides, d'utricules glandulaires, de tubes cylindroïdes allongés, d'une paire de grosses vésicules séminales et d'un

(1) L. Bordas, *Appareil génital mâle des Hyménoptères* (Ann. des Sciences naturelles : Zool., t. XX, p. 103-184, Pl. VI à XI, 1895).

(2) A. Fénard, *Recherches sur les organes complémentaires internes de l'appareil génital des Orthoptères* (Thèse de doctorat ès sciences naturelles, 1896).

organe prostatiforme à contours irréguliers chez les Mantides. Les Gryllides et les Locustides sont également pourvus de trois sortes d'annexes internes de l'appareil génital mâle, consistant en tubes glandulaires, en vésicules séminales et en glandes prostatiques. Tous ces organes, décrits au point de vue de leurs formes et de leurs relations avec le conduit éjaculateur, ont été également l'objet d'une étude histologique.

Dans une note sur l'histologie des glandes annexes de l'appareil mâle de la *Periplaneta orientalis*, P. Blatter (1) décrit la structure histologique des vésicules séminales (*utriculi breviores et utriculi majores*) et du canal éjaculateur. — Plus récemment encore (1897), le même (2) auteur a étudié les glandes annexes de l'appareil génital mâle de l'Hydrophile. Ce travail, très documenté, est surtout remarquable par l'exactitude et les soins qui ont été apportés à l'étude de la structure histologique et des fonctions physiologiques de cet appareil sécréteur. Blatter a aussi très heureusement complété les recherches préliminaires faites sur le même sujet, en 1894, par K. Escherich et mis en lumière un certain nombre de faits nouveaux. Il confirme tout d'abord les recherches de L. Dufour concernant l'anatomie des testicules de l'Hydrophile, constitués, dit-il, d'un grand nombre de petits tubes aveugles groupés autour d'un canal central. P. Blatter admet la nomenclature employée par Escherich, et appelle :

1° *Vésicule séminale* toute dilatation du canal déférent ;

2° *Mésadénie* toute glande accessoire d'origine mésodermique et formée par évagination du canal déférent ;

3° *Ectadénie* toute glande accessoire, d'origine ectodermique et formée par évagination du conduit éjaculateur.

L'auteur passe tout d'abord en revue les diverses parties

(1) P. Blatter, *Histologie des glandes annexes de l'appareil génital mâle chez la Periplaneta orientalis* (C. R. de l'Acad. des sciences, décembre 1892).

(2) Id. *Glandes annexes de l'appareil mâle de l'Hydrophile* (Archives d'anatomie microscopique, t. I, fasc. 3, novembre 1897).

constituant l'appareil génital mâle : testicules, canaux déférents, vésicules séminales, mésadénies, ectadénies et conduit éjaculateur. Mésadénies, ectadénies et conduit éjaculateur ont été, de la part de Blatter, l'objet d'une étude histologique fort minutieuse. Il confirme et complète en plusieurs points les recherches d'Escherich. — Enfin, le mémoire se termine par des considérations générales et par un tableau comparatif mettant en évidence l'origine commune des diverses parties du système génital chez les Carabes, les Blaps et les Hydrophiles.

Les recherches de Tichomirow (1) sur la spermatogénèse des Insectes complètent celles de La Valette Saint-George sur le même sujet. Cependant, les idées du professeur de Moscou diffèrent de celles de La Valette quant à ce qui concerne l'enveloppe du Spermatocyste. L'auteur critique ensuite le travail de Toyama sur la spermatogénèse du Ver à soie et considère la cellule de Verson comme un élément nutritif. L'évolution de cette dernière cellule est suivie pas à pas : on la voit tout d'abord sous la forme d'une masse protoplasmique granuleuse, à contours irréguliers et entourée par les cellules génitales. Elle émet ensuite des prolongements, puis régresse et disparaît au fur et à mesure que la Chenille se développe. Enfin, Tichomirow termine sa note en parlant du mode de pénétration des trachées dans les testicules.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Au cours de notre étude sur les *Glandes génitales mâles des Coléoptères*, nous avons été tout particulièrement frappé de leur extraordinaire polymorphie ; aussi, avons-nous cherché à les ramener à deux types simples et primordiaux, en nous basant surtout sur la conformation des testicules.

Ayant soumis à notre examen les organes reproducteurs

(1) Tichomirow, *Zur Anatomie des Insectenhodens* (Zoologicher Anzeiger, décembre 1898, n. 575).

d'environ 200 espèces de Coléoptères, il nous a été possible d'observer toutes les formes, si complexes soient-elles, qu'ils peuvent affecter. Aussi, nous sommes-nous arrêté à deux formes typiques fondamentales : *organes à testicules simples, tubuleux* et *organes à testicules composés*. Ces derniers sont susceptibles d'une double subdivision, suivant que les glandes séminales sont *fasciculées* ou *disposées en grappes*.

Autour de ces deux formes primordiales, nous avons groupé toutes les autres.

Cette variété morphologique qu'affectent les glandes génitales mâles des Coléoptères avait également frappé quelques zoologistes, et H. Milne-Edwards, dans ses mémorables *Leçons sur l'anatomie et la physiologie comparées* (t. IX, 1870), avait émis l'idée, il y a quelque trente ans, que ces organes peuvent se grouper en un petit nombre de formes simples.

Nous avons, en poursuivant notre étude, considéré comme vésicule séminale *toute dilatation placée sur le trajet des canaux déférents* et destinée à conserver le liquide spermatique jusqu'au moment de l'accouplement. C'est, du reste, cette manière de voir qui a été adoptée, tout d'abord par Suckow et Burmeister et, plus récemment encore, par K. Escherich.

Comme de longues descriptions de centaines d'organes seraient fastidieuses et sans nul intérêt, nous avons choisi, parmi les innombrables types soumis à notre examen, les formes pouvant être considérées comme simples et primordiales et autour desquelles nous avons groupé toutes celles présentant quelque similitude. Et c'est cette étude d'*anatomie comparée* qui nous a permis d'établir nos *deux grands groupes d'organes reproducteurs*.

Les familles de Coléoptères étudiées ont été placées suivant les divers degrés de *complexité* de leur appareil génital mâle, sans tenir compte de la classification ordinaire, basée uniquement sur l'ensemble des caractères extérieurs.

L'embryogénie des diverses parties des organes génitaux mâles n'a pas encore été faite d'une façon complète. On

admet généralement aujourd'hui que les *cellules sexuelles* sont ectodermiques, que les canaux déférents, les glandes annexes, etc., sont d'origine mésodermique, tandis que l'armure génitale et le conduit éjaculateur dérivent de l'ectoderme. Cependant, puisque la plupart des embryologistes actuels font dériver le mésoderme de l'ectoderme, il en résulte que l'appareil génital mâle des Coléoptères est tout entier de provenance ectodermique (1).

Pour ce qui est des *formations annexielles* des organes générateurs mâles des Insectes qui nous occupent, leur origine directe n'est pas encore démontrée d'une façon absolue. Heymons et Lécaillon (*Développement de quelques Chrysomélides*, 1898) ne nous renseignent pas à ce sujet. Quant aux *glandes accessoires*, K. Escherich et P. Blatter appellent :

1° *Mésadénie*, toute glande d'origine mésodermique et provenant d'une évagination du canal déférent, et 2° *Ectadénie*, toute glande provenant d'une évagination du conduit éjaculateur (Voy. l'*Historique*).

(1) Certains auteurs qui se sont occupés de l'embryogénie des Insectes, n'ont constaté l'apparition des *organes génitaux* qu'à une période assez tardive du développement. C'est ainsi que Wheeler (1888), chez la *Doryphora*, décrit les premiers rudiments sexuels fixés à la splanchnopleure par un cordon spécial. Heider (1889) parle d'une pareille disposition chez l'*Hydrophile*. Ces deux embryologistes croient, à tort du reste, que les cellules génitales sont de même nature que les tissus mésodermiques qui les entourent. Les *cellules sexuelles*, au contraire, se différencient de très bonne heure et se disposent en bourrelet au pôle postérieur de l'œuf. Chez certains *Diptères*, elles apparaissent à un stade très précoce, parfois même avant la formation du blastoderme. Ces cellules sont toujours d'*origine ectodermique* chez les *Coléoptères*, que leur production ait lieu soit pendant, soit après la segmentation (Lécaillon). Elles sont facilement reconnaissables, ont un noyau volumineux, s'isolent rapidement de la masse vitelline et se groupent, au pôle postérieur de l'œuf, entre le vitellus et l'enveloppe blastodermique. Chez les *Orthoptères*, les *cellules sexuelles* ne font leur apparition qu'après la formation du blastoderme (Heymons). Partout, les ébauches génitales se groupent en deux masses cylindriques qu'on trouve, au moment de l'éclosion de la larve, placées symétriquement dans la partie moyenne de la région abdominale, au-dessus du tube digestif. Les enveloppes des cellules sexuelles (follicules testiculaires ou gaines ovariques) et une partie des conduits génitaux sont d'*origine mésodermique* (Heymons, Lécaillon). Donc, rien ne prouve que telle glande annexe soit, plutôt que telle autre, une dépendance directe de l'ectoderme.

L. B.

Pourtant, diverses raisons, que nous développerons plus longuement dans la suite, nous portent à considérer les appendices des glandes génitales mâles des Coléoptères comme des organes glandulaires que nous désignons simplement, afin de ne préjuger en rien sur leur origine, sous les noms de *glandes annexes ou accessoires*.

Notre manière de voir est basée sur les considérations générales suivantes :

1° On n'a encore aucune preuve embryogénique certaine de l'origine directement ectodermique des organes dénommés *ectadénies*.

2° Les *ectadénies* sont des glandes à sécrétion généralement muqueuse ou glaireuse, ainsi que le prouve la nature de leur contenu.

3° Leur structure histologique diffère de tout point de celle des conduits éjaculateurs et n'est pas sans présenter de très nombreuses analogies avec la structure des *mésadénies*.

4° Les *ectadénies* sont dépourvues d'une intima chitineuse interne qui forme un épais manchon autour des conduits éjaculateurs. L'absence de couche chitineuse ne serait pas, à la vérité, une raison absolument probante pour infirmer l'origine directement ectodermique des *ectadénies*. Pourtant ici, l'intima aurait dû persister, tout au moins vers la base de la glande, si cet organe était une dépendance directe, *une évagination du conduit éjaculateur*, où la couche chitineuse se présente sous une épaisseur parfois considérable.

5° Il existerait, chez les Coléoptères, une curieuse anomalie : certains, tels que les Carabiques, n'auraient que des *ectadénies* et pas de *mésadénies* ; pour d'autres, le fait inverse se produirait ; enfin, la plupart auraient à la fois des ectadénies et des mésadénies. Ce serait là, certes, des particularités inexplicables surtout pour des êtres très voisins et appartenant souvent à une même famille. Aussi, jusqu'à ce que de nouvelles recherches nous aient démontré que, pour telle et telle famille de l'ordre des Coléoptères, les

diverses parties annexielles de l'appareil génital mâle tirent leur origine de tel ou tel feuillet, désignerons-nous les formations appendiculaires en question sous les noms de *glandes annexes*. Toutefois, nous aurons soin de mettre entre parenthèses, pour chaque famille, les parties glandulaires correspondant aux ectadénies et mésadénies d'Escherich et de Blatter.

Ces dénominations n'ont, du reste, qu'une valeur secondaire, et la description des organes, faite avec précision, aux points de vue *anatomique*, *histologique et comparatif*, a, selon nous, une importance bien plus grande.

Les *conduits éjaculateurs*, quoique d'apparence simple, proviennent cependant d'un système primitivement pair. D'après Palmen (Voy. l'*Historique*), cette asymétrie a dû se produire, soit par convergence des canaux déférents, soit par invagination des téguments.

Nous avons pu, au cours de notre étude, constater, à maintes reprises, l'origine double de ces conduits :

1° Par la présence à peu près constante d'un *bourrelet longitudinal interne*, et 2° par l'existence de *deux canaux*, *séparés* pendant la presque totalité de leur trajet, qu'on peut observer chez quelques Longicornes (*Lamia*, *Bathocera*, etc.).

PREMIÈRE PARTIE

GLANDES GÉNITALES MALES DES COLÉOPTÈRES A TESTICULES SIMPLES ET TUBULEUX

CHAPITRE PREMIER

GLANDES GÉNITALES MALES DES CARABIDÆ

Nous allons tout d'abord commencer l'étude des glandes mâles des Coléoptères à *testicules tubuleux*. Ces organes sont constitués, dans cette série, par deux tubes cylindriques, plus ou moins allongés et généralement pelotonnés à leur extrémité distale. Les glandes annexes (*ectadénies*) sont paires comme les testicules, presque toujours cylindriques et plus ou moins contournées suivant les familles. Les vésicules séminales, toujours apparentes, sont formées par une dilatation de la région médio-postérieure des canaux déférents. En somme, ce qui caractérise les organes générateurs mâles des Coléoptères appartenant à ce groupe, c'est leur *extrême simplicité morphologique*; aussi, avons-nous commencé par eux au début de notre étude.

Dans ce premier groupe, nous avons soumis à notre examen cinquante espèces environ, réparties dans les familles ou tribus suivantes :

Famille des Carabidæ (1). — **Tribu des Carabinæ** : *Carabus auratus* L., *Carabus purpurascens* Fabr., *Carabus nemoralis* Illig., *Carabus nodulosus* Fabr., *Carabus catenulatus* Fabr., *Carabus auronitens* Fabr., *Nebria cursor* Müll., etc.

(1) Tous les Coléoptères soumis à notre étude nous ont été très obligeamment déterminés par M. Lesne, assistant au Muséum.

Tribu des Harpalinæ : *Harpalus æneus* Fabr., *Harp. smaragdinus* Duft., *Harp. distinguendus* Duft., *Harpalus rubripes* Duft., *Harpalus obscurus* Fabr., *Harp. anxius* Duft., *Harpalus ferrugineus* L., *Harp. serripes* Quens.; *Anisodactylus binotatus* Fabr., *Ophonus ruficornis* Fabr., *Ophonus griseus* Panz.

Tribu des Brachininæ : *Brachinus explodens* Duft., *Brachinus crepitans* L., *Brachinus bombarda* Dej., etc.

Tribu des Feroniinæ : *Feronia madida* Fabr., *Pœcilus dimidiatus* Ol., *Pœcilus lepidus* Leske, *Zabrus gibbus* Fabr., *Zabrus piger* Dej., *Amara acuminata* Payk., *Am. aenea* Dej., *Calathus fuscipes* Gœze, *Calathus gallicus* F., *Broscus cephalotes* L., *Pogonus pallidipennis* Dej., *Anchomenus oblongus* Fabr., *Platynus assimilis* Payk., etc.

Famille des Cicindelidæ : *Cicindela hybrida* L., *Cicindela campestris* L., *Cicindela littoralis* Fabr., etc.

Famille des Dytiscidæ : *Dytiscus marginalis* L., *Dytiscus circumflexus* Fabr., *Dytiscus punctulatus* Fabr., *Cybister rœselii* Fabr., *Acilius sulcatus* L., *Colymbetes fuscus* L., *Ilybius fuliginosus* Fabr., *Agabus chalconotus* Panz., *Agabus bipunctatus* Fabr., *Agab. paludosus* Fabr., *Hydroporus inæqualis* Fabr., etc.

Carabinæ. — Une première étude anatomique sommaire des organes générateurs mâles des Carabiques a été faite, en 1825, par L. Dufour. Dans ses travaux, le célèbre entomologiste s'occupe surtout des espèces suivantes : *Carabus auratus*, *Aptinus*, *Scarites*, *Zabrus*, etc. Plus tard (1894), K. Escherich a fait des recherches histologiques sur le *Carabus morbilosus*.

Les glandes *génitales mâles* des Carabidæ présentent certaines analogies de formes avec celles des Cicindelides. Elles en diffèrent cependant par quelques caractères portant sur le mode d'embouchure des canaux déférents dans les glandes accessoires.

Nous avons eu à notre disposition un grand nombre d'espèces (huit) appartenant au genre Carabe; mais, comme par-

tout, les glandes reproductrices affectent à peu près la même disposition anatomique, nous avons choisi, pour types de description, les espèces suivantes, très communes dans le centre de la France : le *Carabus purpurascens* Fabr., le *Carabus nemoralis* Illig., et la *Nebria cursor* Müll.

1° Les glandes génitales mâles du CARABUS NEMORALIS sont caractérisées par le grand développement des glandes accessoires (*ectadénies*) et par la forme pelotonnée qu'affectent les tubes testiculaires (Voy. Pl. XIX, fig. 3). Elles comprennent cinq parties principales : les *testicules*, les *canaux déférents*, les *vésicules séminales*, les *glandes annexes*, les *conduits éjaculateurs* et l'*armure copulatrice*.

Les *testicules* du *Carabus nemoralis* sont, comme ceux des Cicindèles, constitués par deux tubes cylindriques, de longueur variable, mais dépassant, dans leur complète extension (avec les canaux déférents), une fois et demie la longueur du corps de l'insecte (Voy. Pl. XIX, fig. 3, T). La portion initiale est tantôt renflée et hémisphérique, tantôt prolongée, au contraire, par un petit appendice filiforme. Le tube, dont le diamètre varie de $0^{mm},5$ à $0^{mm},7$, se recourbe plusieurs fois sur lui-même et forme un peloton mesurant de 3 à 4 millimètres de diamètre, situé sur les côtés du troisième avant-dernier segment abdominal, de part et d'autre du rectum. C'est tout particulièrement dans la *partie initiale de la glande* que s'effectue la spermatogenèse.

A la suite du peloton glandulaire, le tube diminue considérablement de diamètre, devient filiforme et se dirige en arrière, tout en décrivant de nombreuses sinuosités. Après un trajet de 8 à 10 millimètres, il augmente encore de diamètre et se pelotonne une seconde fois, constituant ainsi une sorte de *vésicule* ou *réceptacle séminal* (Voy. fig. 3, R). Ce n'est qu'après la formation de ce second peloton que le tube va s'unir aux glandes accessoires, en un point situé à 8 millimètres (*Carabus nemoralis*) ou 12 millimètres (*Carabus purpurascens*) du point de fusion de ces deux derniers organes. Comme on peut le constater, il existe une grande

similitude entre les glandes génitales mâles des Carabes et celles des Cicindèles.

Les *glandes accessoires* (ectadénies) sont très volumineuses chez tous les Carabes. Elles sont constituées par deux longs tubes cylindriques et flexueux atteignant jusqu'à une fois et demie la longueur du corps de l'Insecte (Voy. Pl. XIX, fig. 3, G, *a*). Leur diamètre est compris entre $0^{mm},6$ et $0^{mm},7$, et elles décrivent, dans la région médio-dorsale, de chaque côté de l'intestin moyen, de nombreuses sinuosités qui, par leur forme, pourraient se confondre avec la partie moyenne du tube intestinal. Leur extrémité antérieure est conique ou hémisphérique et leurs parois, de couleur blanchâtre, comprennent extérieurement une membrane musculaire, à fibres circulaires et surtout longitudinales, une membrane basilaire (*propria*) très mince, et enfin une assise épithéliale interne constituée par des cellules sécrétrices, de forme et de volume variables suivant les époques de l'année.

Au fur et à mesure qu'ils se rapprochent de l'armure copulatrice, les deux tubes convergent l'un vers l'autre et se fusionnent avec les canaux déférents des testicules; puis, après un trajet plus ou moins long suivant les espèces, ils diminuent brusquement de diamètre. Ce sont les portions terminales, rétrécies et cylindriques, de 2 à 3 millimètres de longueur, qui se soudent finalement pour constituer le canal éjaculateur. Les glandes annexes ont été désignées à tort par L. Dufour, chez tous les Coléoptères, sous le nom de vésicules séminales.

Le *conduit éjaculateur*, formé par la fusion des deux tubes terminaux précédents, est un canal assez court, mesurant à peine 4 ou 5 millimètres de longueur et qui, après un trajet plus ou moins sinueux, pénètre à l'extrémité antérieure de l'armure génitale.

L'*armure génitale mâle* présente à peu près la même disposition chez tous les Carabes; aussi, n'allons-nous décrire, d'une façon sommaire, que celle du *Carabus nemoralis* (Voy. Pl. XIX, fig. 3, *Ag.*). Cette armure, très puissante, est

surtout caractérisée par la présence d'une épaisse couche musculaire formée par de gros faisceaux insérés principalement vers l'extrémité antérieure de l'organe. Elle repose sur une pièce chitineuse cordiforme, légèrement excavée et à bords postérieurs denticulés. Entre les deux branches latérales de cette pièce basilaire et un peu en arrière, existe une petite lamelle légèrement concave. L'ensemble de ces deux pièces peut être considéré comme la partie inférieure ou sternale du dernier segment abdominal.

Le *pénis* (étui pénial) comprend deux pièces chitineuses principales : 1° une lamelle supérieure angulaire ou compas (Voy. fig. 3, *a*) et 2° l'étui pénial proprement dit. La première pièce est fixée un peu en arrière du point de pénétration du canal éjaculateur dans l'armure génitale, et comprend deux branches légèrement écartées et formant entre elles un angle plus ou moins aigu. L'extrémité libre de chaque branche du compas se termine par un appendice filiforme et chitineux qui se poursuit, en arrière, jusqu'au tiers postérieur de l'armure.

Vient ensuite le *pénis* qui comprend lui-même deux pièces. La pièce antérieure (*b*, *c*, fig. 3, Pl. XIX) est tubuleuse, presque cylindrique, un peu rétrécie dans sa partie médiane et légèrement évasée à ses deux bouts. Son extrémité postérieure présente trois denticulations, une médiane et deux latérales. La pièce postérieure affecte une forme conique, à face supérieure convexe et pourvue d'une ouverture longitudinale du côté inférieur. Son extrémité libre se termine par une pointe émoussée et légèrement recourbée vers le haut. Ces deux pièces recouvrent une masse plus ou moins compacte, dans l'axe de laquelle chemine l'extrémité du conduit éjaculateur.

2° Nebria cursor Müll. — Les organes reproducteurs mâles des Nébries diffèrent de ceux des Carabes par plusieurs caractères, dont les plus importants sont : 1° le grand développement des tubes glandulaires, et 2° la réduction considérable des glandes accessoires (*ectadénies*) et du conduit éjaculateur.

Les *tubes testiculaires*, à l'époque où la glande sexuelle est en plein fonctionnement, sont très dilatés et forment deux volumineux pelotons de chaque côté du tube digestif (Voy. Pl. XVII, fig. 5). Ces deux pelotons affectent une forme conique ou légèrement pyramidale, mesurant de 4 à 5 millimètres de longueur sur 1,5 à 2 millimètres de large. Leur développement est, dans certains cas, si considérable, qu'ils finissent par remplir la presque totalité de la cavité abdominale et recouvrent tout l'intestin moyen et une partie de l'intestin terminal.

Le tube glandulaire commence par une extrémité légèrement arrondie et se continue ensuite par une portion cylindrique qui occupe les parties latérales des premiers segments abdominaux. Il décrit peu après une série de circonvolutions ou spirales à tours très serrés dont les plans sont presque verticaux. L'ensemble de ces tours spiralés, très sinueux, irréguliers et appliqués l'un contre l'autre, forme un peloton épais, compact et tronconique. En exerçant, par l'extrémité du tube, une légère traction longitudinale, on peut alors amener le développement des tours de spire et la glande atteint, de ce fait, une longueur dépassant quatre ou cinq fois celle du corps de l'Insecte. C'est surtout à l'extrémité antérieure de la glande que se développent les spermatozoïdes.

Le tube glandulaire a une teinte d'un blanc laiteux et contient, dans sa région médiane, de nombreux faisceaux de spermatozoïdes. On n'y constate pas, comme chez les Carabes, de rétrécissement et la *vésicule séminale* lui fait suite directement.

Cette dernière (*R*) est constituée par une simple dilatation de la région postérieure du testicule. Elle est courte, sinueuse et présente une grande courbure avant de se rétrécir brusquement pour se continuer avec le canal déférent.

Le *canal déférent* est court, étroit et sinueux. Il se rapproche peu à peu de son congénère et va se fusionner avec lui pour former le *conduit éjaculateur* (Voy. Pl. XIX, fig. 5, *cc.*).

Les *glandes accessoires* (ectadénies), contrairement à ce qui

existe chez les Carabes, sont rudimentaires et formées par deux minces filaments courts et tortueux. Leur extrémité distale est conique et le reste de l'organe complètement cylindrique. Les deux tubes se rapprochent peu à peu, puis s'accolent sur une partie de leur trajet avant de se fusionner complètement et de former un conduit unique, très court, qui va déboucher au point de convergence des canaux déférents. C'est de ce point que part le canal éjaculateur cylindrique qui, après un court trajet, pénètre à l'extrémité antérieure de l'armure génitale.

L'*armure génitale* mâle des *Nebria* (Voy. Pl. XIX, fig. 5) est très simple et moins compliquée que celle des divers Carabes. Elle ne comprend que deux pièces : deux lamelles supérieures ou valves jouant le rôle de pinces et, au-dessous, l'étui pénial.

Les valves (paramères) sont constituées par deux lames latérales chitineuses à extrémité terminale élargie, concave et en forme de palette. Elles s'articulent à la partie antérieure de l'armure, non loin du point de pénétration du canal éjaculateur, dans l'axe de l'organe (Voy. Pl. XIX, fig. 4). Les extrémités libres des palettes s'élargissent postérieurement, laissant entre elles un court espace libre triangulaire.

Le tube pénial (pénis) est formé par une lamelle chitineuse recourbée et dont les bords libres, presque en contact, sont situés à la face inférieure et ne laissent entre eux qu'un petit espace, de forme ovalaire, au milieu duquel vient s'ouvrir la partie terminale du conduit éjaculateur. Le tube tout entier a la forme d'un cornet légèrement recourbé et à pointe tournée vers le haut.

En *résumé*, ce qui caractérise surtout les glandes génitales mâles des Nébries, c'est : 1° l'énorme développement des tubes testiculaires qui forment un volumineux tortillon remplissant presque complètement toute la cavité abdominale, et 2° la grande réduction, je dirais presque l'atrophie, des glandes annexes ou ectadénies.

Harpalinæ. — Tous les Coléoptères appartenant à la tribu des *Harpalinæ* sont pourvus d'un appareil génital mâle présentant à peu près la même conformation ; aussi, pour ne pas nous répéter, n'allons-nous décrire les principales modifications qu'il présente que chez les trois espèces suivantes : l'*Harpalus*, l'*Anisodactylus* et l'*Ophonus*.

Les glandes génitales de l'*Harpalus aeneus* sont bien développées et caractérisées par leur situation presque confluente, la dilatation des canaux déférents et la forme des ectadénies.

Les *testicules* sont, comme chez les autres Carabiques, des organes tubuleux, cylindriques, terminés en cæcum à leur extrémité libre et entortillés en forme de peloton (Voy. Pl. XIX, fig. 6). Tandis que chez la plupart des autres espèces de la famille des Carabiques, les pelotons glandulaires sont généralement séparés, chez l'*Harpalus*, au contraire, ils sont accolés par leur face interne et paraissent ne former qu'un peloton unique. Une légère traction transversale suffit cependant pour séparer les deux parties.

Chaque tube glandulaire est long et uniformément cylindrique. Complètement déroulé, il dépasse, avec le canal déférent, quatre fois la longueur du corps de l'insecte. Il décrit de nombreux tours de spire très rapprochés et forme un massif cylindro-conique, de l'extrémité postérieure duquel part le canal déférent. Les spermatozoïdes se forment à l'extrémité antérieure du tube.

Les glandes génitales mâles des *Anisodactylus* présentent de grands rapports, au point de vue de leurs formes, avec celles des Harpales. Les canaux testiculaires sont cependant plus courts et plus grêles que ceux de l'espèce précédente et les glandes accessoires (*ectadénies*) moins développées.

Les *testicules* sont constitués par deux tubes cylindriques, à extrémité libre terminée par une pointe légèrement renflée et sphérique. Ils sont roulés en spirale à tours très serrés et forment deux pelotons situés dans la région

médiane de l'abdomen, de chaque côté de l'intestin moyen, un peu en avant du faisceau des *glandes anales*, lesquelles, dans cette espèce, sont très développées. Une coupe transversale, faite dans un de ces tubes, montre la cavité interne remplie de spermatozoïdes groupés en faisceaux.

Chez les *Ophonus*, les glandes génitales mâles et les *ectadénies* sont un peu plus réduites que dans les espèces précédentes. De plus, l'origine du conduit éjaculateur est ovoïde et présente une légère excavation limitée par un bourrelet en forme de croissant, de couleur brunâtre et striée en série radiale, simulant ainsi une sorte de plaquette cornéo-membraneuse qui manque chez les autres espèces (Voy. Pl. XIX, fig. 7).

Les *testicules*, comme chez les autres Carabidés, forment deux pelotons ovoïdes localisés sur les parois de la région médiane de l'abdomen, de chaque côté et un peu au-dessous de l'intestin moyen (Voy. Pl. XX, fig. 1). Chaque peloton est formé par un tube cylindrique, contourné en spirale et terminé, à son extrémité libre, par un cæcum hémisphérique. Les divers tours de spire sont irréguliers, sinueux, enchevêtrés de mille manières et étroitement unis entre eux par l'intermédiaire de nombreux filaments trachéens. Leur couleur est d'un blanc mat et leur structure histologique ne présente aucun intérêt particulier à signaler.

Le *canal déférent* des Harpales est beaucoup moins long que celui des Ophones (Voy. Pl. XIX, fig. 6, et Pl. XX, fig. 1). Il a un diamètre à peine égal à la moitié de celui du canal testiculaire et décrit tout d'abord quelques tours spiralés qui deviennent peu à peu héliçoïdaux. C'est vers son extrémité postérieure qu'il se dilate presque brusquement pour former une sorte de vésicule séminale.

Chez les *Anisodactylus*, le canal déférent décrit, comme chez les Harpales, de nombreux tours spiralés. Il se renfle vers sa région médiane pour constituer le réservoir séminal, à la suite duquel apparaît un nouveau rétrécissement. Le conduit se poursuit ensuite, en se contournant en forme

de vrille, avant de se fusionner avec les *ectadénies*.

Le canal déférent des *Ophonus* est très long et dépasse, dans sa complète extension, deux fois et demie la longueur du corps de l'Insecte. Il décrit, pendant tout son trajet, de nombreux tours de spire et s'enroule ensuite en forme de vrille ou de tire-bouchon. Après cet enroulement si particulier, il se dilate de nouveau progressivement, formant ainsi le réservoir séminal, à la suite duquel il reprend son diamètre primitif et va se fusionner avec les glandes accessoires suivant une direction perpendiculaire.

Les *réservoirs séminaux* des *Harpalinæ* (Voy. Pl. XIX, fig. 6, et Pl. XX, fig. 1) ne sont, à proprement parler, que des dilatations plus ou moins accentuées des canaux déférents. Ceux des Harpales ont un diamètre à peu près triple de celui du conduit déférent. Ils sont cylindriques, ont une longueur de 5 à 6 millimètres et décrivent huit circonvolutions spiralées à tours très serrés. Vers leur extrémité postérieure, ils se rétrécissent progressivement et se contournent encore en hélice avant de s'unir aux glandes annexes.

Les *glandes accessoires* (ectadénies) des Harpales sont relativement courtes, peu sinueuses et localisées de chaque côté de l'intestin moyen. Leur diamètre est à peu près le double de celui des canaux testiculaires. Elles décrivent un arc en forme de crochet, à sommet légèrement conique, conservent pendant tout leur parcours à peu près le même diamètre et ne présentent un léger rétrécissement qu'à leur point de fusion avec le canal déférent.

Les ectadénies des *Anisodactylus*, beaucoup plus réduites que celles des Harpales, sont formées par deux tubes recourbés en forme de *S*. Leur extrémité libre est légèrement amincie et conique, et c'est vers le milieu de la deuxième courbure que vient déboucher le canal déférent. Les conduits excréteurs, après avoir reçu les canaux testiculaires, se dirigent en arrière en se rapprochant l'un de l'autre et se fusionnent finalement pour constituer le conduit éjaculateur.

Les glandes annexes des *Ophonus* (Voy. Pl. XX, fig. 1) sont beaucoup plus courtes et moins sinueuses que celles des Carabes. Elles sont régulièrement cylindriques et ont une longueur de 8 à 9 millimètres. Leur extrémité antérieure libre est recourbée en forme de corne de bélier.

Le *conduit éjaculateur* est un tube cylindrique, à parois musculaires épaisses, qui pénètre à l'extrémité antérieure de l'armure génitale, formant ainsi la verge ou pénis. Ce dernier traverse l'axe de l'armure et va s'ouvrir au dehors par un orifice ovoïde muni d'un petit sphincter musculeux. Le conduit éjaculateur des *Ophonus* débute par une partie élargie et ovoïde présentant, à sa face supérieure, une légère dépression disposée en arc et entourée d'un bourrelet antérieur en forme de croissant (Voy. Pl. XIX, fig. 7). Ce dernier, de couleur foncée, présente une série de stries rayonnantes simulant des soies.

L'*armure génitale* des Ophones n'offre rien de particulier et ne se distingue de celle des autres *Carabidæ* que par son extrêmes implicité (Voy. Pl. XIX, fig. 8). Elle ne comprend que deux lamelles foliacées antérieures, très courtes, recouvrant les parois latérales de l'origine de l'armure. Vient enfin le tube pénial, cornéo-membraneux, élargi en avant et allant progressivement en diminuant vers son extrémité postérieure. Sa face supérieure est convexe et l'inférieure porte une rainure longitudinale. C'est à sa partie inférieure, légèrement dilatée, qui vient s'ouvrir le tube pénial.

Brachininæ. — L'ensemble de l'appareil génital mâle des *Brachininæ* diffère de celui des autres Carabiques par la longueur considérable des canaux déférents et surtout par l'énorme développement des vésicules séminales.

Les *testicules* du *Brachinus explodens* Duft. sont longs, tubuleux et groupés en peloton triangulaire ou ovoïde, appliqué contre la face sternale des segments abdominaux, un peu au-dessous du tube digestif (Voy. Pl. XX, fig. 6). — Les nombreux replis formés par le canal testiculaire sont irréguliers, sinueux et étroitement unis entre eux, soit par

des fibrilles conjonctives, soit par les portions terminales des filaments trachéens.

Le *canal déférent*, qui prend naissance à l'extrémité antérieure du testicule, va tout d'abord en arrière pour se porter ensuite en avant, puis reprend une direction transversale en décrivant des replis en hélice. Son extrémité terminale se dilate peu à peu pour atteindre un diamètre triple ou même quadruple du diamètre primitif et former la *vésicule séminale* (Voy. Pl. XX, fig. 6, V. S.). Cette dernière se dirige en arrière, parallèlement aux glandes accessoires et se replie en spirale à tours très serrés. Enfin, son extrémité terminale se rétrécit et va se fusionner avec la partie postérieure de la glande accessoire. La cavité de la vésicule séminale est remplie de faisceaux de spermatozoïdes orientés dans toutes les directions. La présence de cette multitude de spermatozoïdes, groupés en faisceaux ou isolés, indique suffisamment le rôle de réceptacle séminal que doit jouer la portion terminale du canal déférent.

Les *glandes accessoires* (ectadénies) des Brachininæ et tout particulièrement celles du *Brachinus explodens*, sont courtes et présentent à peu près les mêmes dimensions que celles des autres Carabiques. Elles sont cylindriques, presque rectilignes, dirigées d'avant en arrière et recourbées en forme de crochet vers leur extrémité libre. Leurs parois sont épaisses, à fibres musculaires (circulaires et longitudinales) et tapissées intérieurement d'un épithélium constitué par de longues cellules cylindriques, à noyaux ovoïdes localisés principalement vers la base.

Le *conduit éjaculateur* est relativement court. Après avoir décrit quelques sinuosités, il pénètre dans le pénis qu'il parcourt suivant son axe.

L'*armure copulatrice* ne présente rien de particulier à signaler et comprend, comme pièce principale, un étui chitineux (pénis), conique et légèrement recourbé à son extrémité postérieure.

CHAPITRE II

GLANDES GÉNITALES MALES DES FERONIINÆ ET DES CICINDELIDÆ

Feroniinæ. — L'*appareil génital* mâle des FERONIINÆ présente de nombreux rapports morphologiques avec celui des *Cicindelidæ* (Voy. Pl. XX, fig. 2 et 4). Aussi, devrions-nous, si nous faisions une classification basée uniquement sur les modifications éprouvées par l'appareil mâle, placer les *Amara*, les *Broscus*, etc., immédiatement à côté des Cicindèles. Les glandes annexes ont, dans les deux familles, une grande ressemblance. Les principales différences à signaler dans l'ensemble de l'organe portent sur la constitution de l'armure génitale, la disposition des tubes testiculaires et sur le renflement terminal des canaux déférents en vésicules séminales.

Les *testicules* du *Platynus assimilis* Payk. (Voy. Pl. XX, fig. 2) sont bien développés et constitués par un tube cylindrique très allongé, sinueux et terminé, à son extrémité libre, par un renflement ovoïde. Les replis que forme le tube testiculaire sont contournés sur eux-mêmes et constituent, de chaque côté des parois latéro-abdominales moyennes, deux gros pelotons cylindriques entourant et recouvrant presque complètement l'intestin moyen.

Les *testicules* des *Broscus*, comme ceux de l'espèce précédente, sont longs, tubuleux et roulés en deux pelotons. Ces derniers, de forme ovoïde, sont localisés en arrière de la cavité abdominale, de chaque côté de l'ampoule rectale. Comme dans les espèces précédentes, c'est à l'extrémité antérieure de ces tubes que se développent les spermatozoïdes.

Le *canal déférent* fait directement suite au peloton glandulaire et se présente, chez le *Platynus*, sous la forme d'un tube cylindrique, plus étroit que la glande testiculaire, très sinueux, dirigé tout d'abord en avant, puis recourbé en-

suite en arrière. Il se dilate considérablement vers son extrémité terminale pour former une sorte de *vésicule* ou *réceptacle séminal*, dans lequel on peut constater une accumulation considérable de spermatozoïdes, isolés ou groupés en faisceaux. Le conduit se rétrécit ensuite et va se fusionner, en s'évasant en forme d'entonnoir, avec la portion terminale des *glandes accessoires* (ectadénies). Le tube testiculaire et le canal déférent, complètement développés, dépassent quatre fois la longueur du corps de l'Insecte.

Le *canal déférent* du *Broscus* est moins long que celui des autres *Carabidæ*. Il se dirige en avant en décrivant quelques sinuosités et va déboucher vers l'extrémité postérieure des glandes accessoires, à 6 millimètres environ de leur point de convergence (Voy. Pl. XX, fig. 4). Dans cette espèce, nous ne constatons pas la présence des gros renflements terminaux et des replis en hélice comme chez les *Ophonus* et les *Brachinus* : la partie terminale du canal déférent, légèrement dilatée, doit seule jouer le rôle de réceptacle séminal.

Les *glandes accessoires* (ectadénies) des *Platynus* sont très volumineuses et présentent à peu près la même forme, la même disposition et la même structure que celles des Cicindèles. Elles sont recourbées en forme de *Z*, constituées par un tube cylindrique de $0^{mm},4$ à $0^{mm},6$ de diamètre, situées au-dessous du tube digestif et reposent directement sur la paroi inférieure de la partie médiane de l'abdomen. Le tube glandulaire décrit ensuite deux courbures avant de s'unir au canal déférent. Sa partie inférieure se rétrécit finalement et se fusionne avec sa congénère de la glande opposée.

Les *glandes accessoires* (ectadénies) du *Broscus* sont cylindriques et recourbées en forme de crochet. Complètement développées, elles mesurent de 12 à 15 millimètres de longueur sur 1 millimètre et demi de diamètre. Elles sont à peu près cylindriques ou parfois légèrement aplaties transversalement à leur extrémité antérieure. Cette partie terminale est tronconique et repose, ainsi que le reste de la glande, sur la face inférieure de la région médio-abdominale,

au-dessus du système nerveux et immédiatement au-dessous de l'intestin moyen. Les deux glandes sont généralement placées l'une au-dessus de l'autre et ont leurs courbures superposées et dirigées en arrière. Après la première courbure, la glande se dirige transversalement et reçoit l'extrémité terminale, légèrement évasée, du canal déférent. Les régions postérieures des *ectadénies* se rétrécissent ensuite, convergent l'une vers l'autre et forment finalement le canal éjaculateur (Voy. Pl. XXX, fig. 4). Ce dernier est court, peu sinueux et ne tarde pas à pénétrer dans l'axe de l'armure génitale. Ses parois sont épaisses, musculaires, et limitent une étroite lumière centrale.

Le *conduit éjaculateur* du *Platynus* (Voy. Pl. XX, fig. 2 et 3), d'abord élargi à son origine, présente, à sa face dorsale, une légère dépression à direction antéro-postérieure, limitée latéralement par deux bourrelets brunâtres. Le canal se rétrécit ensuite, devient uniformément cylindrique et pénètre à l'extrémité antérieure de l'armure génitale. Il se continue dans l'axe de cette dernière et va s'ouvrir à l'extrémité postéro-inférieure, dans le cloaque, par un pore circulaire, entouré d'un bourrelet annulaire jouant le rôle de sphincter.

L'*armure génitale* est très simple et comprend, chez le *Platynus* : 1° une plaque basilaire en forme de fer à cheval ; 2° un tube chitineux, conique (pénis), formé par une lame recourbée en cornet et limitant une fente inférieure, et 3° deux lamelles élargies, presque circulaires et fixées à l'extrémité antéro-supérieure de l'armure.

L'appareil copulateur du *Broscus* comprend également trois pièces principales : 1° la lamelle basilaire, aplatie et à bords latéraux chitineux ; 2° deux plaques falciformes, situées vers l'origine de l'armure, élargies en leur milieu mais amincies postérieurement et portant, sur leur bord interne, de nombreux poils chitineux disposés en une seule rangée (Voy. Pl. XX, fig. 5), et enfin 3° un tube pénial, ouvert antérieurement, à face supérieure convexe et se terminant en arrière par une pointe amincie et recourbée. A la face

inférieure existe une fente longitudinale, à l'extrémité de laquelle vient déboucher la verge.

Les glandes génitales mâles des autres Féroniens, *Calathus*, *Zabrus*, *Amara*, etc., présentent à peu près les mêmes caractères morphologiques que celles des deux espèces précédentes.

Cicindelidæ. — L'*appareil génital mâle* des *Cicindelidæ* diffère de tout point de celui de certains autres Coléoptères tels que les *Melolonthinæ*, les *Cleridæ*, les *Chysomelidæ*, etc., que nous étudierons dans la suite. Les principales modifications portent sur la forme des testicules, la disposition des glandes accessoires et la structure de l'appareil copulateur.

Les *testicules* sont pairs et uniquement constitués par un long tube cylindrique, blanchâtre et terminé, à son extrémité libre, par un renflement ovoïde (Voy. Pl. XIX, fig. 1). Ce tube glandulaire décrit de nombreuses circonvolutions et forme un volumineux peloton localisé dans la région postérieure abdominale, de part et d'autre de l'armure génitale. C'est surtout à l'*extrémité antérieure* que se développent les spermatozoïdes ; aussi, cette partie doit-elle être considérée comme la véritable *région testiculaire*.

Le tube glandulaire diminue sensiblement de diamètre dans sa seconde moitié et forme un nouveau peloton, de couleur jaune pâle, situé un peu au-dessous du premier et directement appliqué contre le pénis chitineux et la face interne des deux derniers segments abdominaux (*Cicindela sylvatica*). C'est cette deuxième région dilatée du canal déférent qui doit jouer le rôle de *vésicule séminale*, ainsi que le prouvent les nombreux faisceaux de spermatozoïdes qu'on y trouve accumulés (Voy. Pl. XIX, fig. 1, V).

La partie terminale des canaux déférents *cd* est courte, sinueuse et va déboucher au quart (*Cicindela sylvatica*) ou au tiers (*Cicindela campestris*) postérieur de la région dilatée des glandes annexes. Les canaux que nous venons de décrire atteignent, dans leur complète extension, deux fois environ la longueur du corps de l'Insecte.

Les *glandes annexes* (ectadénies) sont paires et constituées par deux tubes assez courts, comparativement aux organes similaires des autres Coléoptères (Voy. Pl. XIX, fig. 2). Elles comprennent deux régions complètement différentes par leur diamètre. La première, qui atteint à peine de 3 à 4 millimètres de longueur, affecte une forme à peu près cylindrique. Elle est amincie à son extrémité antérieure et se dirige d'avant en arrière, en décrivant quelques légères sinuosités. Le tube se dilate ensuite brusquement, s'incurve et atteint un diamètre double de son diamètre primitif (Voy. Pl. XIX, fig. 1, R). La glande se dirige d'arrière en avant, se recourbe en arc et s'accole à la seconde partie, considérablement dilatée, de l'organe. C'est à la face interne du tiers postérieur de cette partie terminale que vient déboucher le canal déférent. La portion renflée *a*, qui fait suite au canal déférent, joue également le rôle de réceptacle séminal (Voy. Pl. XIX, fig. 1 et 2). Elle se rétrécit ensuite brusquement et se continue par un tube cylindrique et irrégulier qui, après s'être fusionné à son congénère, va constituer le *conduit éjaculateur*.

Ce dernier, élargi à son origine, ne tarde pas à devenir uniformément cylindrique et à pénétrer, après un trajet sinueux de 5 à 6 millimètres de longueur, à l'extrémité antérieure de l'armure génitale qu'il traverse suivant son axe. Nous avons désigné sous le nom de *verge* cette partie terminale du conduit éjaculateur.

L'*armure génitale* mâle des Cicindélides est peu compliquée et ne comprend, outre deux petites pièces accessoires, les arcs-boutants et l'arceau supérieur, que le tube pénial proprement dit. C'est, du reste, un organe qui ne présente pas toujours une fixité absolue, non seulement dans les genres différents, mais parfois aussi dans les mêmes espèces. Pérez rapporte (1) que, dans une promenade entomologique avec L. Dufour, ce dernier lui dit, en parlant de l'armure copulatrice mâle : « C'est une clé qui ne peut ouvrir

(1) Voy. les *Annales de la Société entomologique de France*, 1894, p. 78.

qu'une seule serrure ». Cet organe a, en effet, des formes généralement constantes pour chaque espèce et différentes d'une espèce à l'autre. C'est un moyen employé par la nature pour mettre obstacle aux unions illégitimes et maintenir la fixité de l'espèce. L'appareil copulateur étant très compliqué, ajoute Pérez, est cependant quelquefois sujet à certaines variations et n'a pas toujours l'avantage de fournir un moyen pratique et sûr de distinguer entre elles les diverses espèces d'un même genre.

Chez la *Cicindela sylvatica*, le *tube pénial* est constitué par une lamelle chitineuse presque cylindrique, amincie et recourbée en avant, puis légèrement renflée et fusiforme à son extrémité postérieure. Sa région médiane est à peu près régulièrement tubuleuse et ses parois externes sont lisses et ne présentent aucune aspérité ou tubercule corné.

Le canal éjaculateur pénètre en avant, au-dessus de la partie recourbée, traverse l'axe du tube chitineux, formant ainsi la *verge* qui s'échappe en arrière par une échancrure triangulaire (Voy. Pl. XIX, fig. 1).

Les arcs-boutants sont deux tigelles qui, partant de l'extrémité antérieure de l'armure, vont se fixer au premier tiers du tube pénial et se prolongent en avant par deux aiguilles à pointe amincie et acérée. Ces arcs soutiennent, d'autre part, les branches latérales de l'arceau supérieur. Ce dernier est constitué par une lamelle foliacée, lancéolée, échancrée en arrière et munie, de chaque côté, de deux tigelles de nature cornée. Cette lamelle, tout à fait accessoire, est à cheval sur le tube pénial.

CHAPITRE III

GLANDES GÉNITALES MALES DES DYTISCIDÆ

Dans la famille des Dytiscides ou Hydrocanthares, nous avons pu examiner les espèces suivantes : *Dytiscus marginalis* L., *Dytiscus circumflexus* Fabr., *Dyt. punctulatus* Fabr.,

Cybister rœselii Fabr., *Acilius sulcatus* L., *Colymbetes fuscus* L., *Ilybius fuliginosus* Fabr., *Agabus chalconotus* Panz., *Agabus bipunctatus* Fabr., *Ag. paludosus* Fabr., et *Hydroporus inæqualis* Fabr. Quelques-unes de ces espèces nous ont servi de types pour les descriptions qui vont suivre (Voy. Pl. XXI, fig. 1 à 10).

Les organes génitaux mâles des Hydrocanthares ont été sommairement décrits par L. Dufour (Voy. les *Annales des Sciences naturelles*, 1825); et, si nous reprenons aujourd'hui cette étude, c'est afin de compléter sa description et de modifier certains termes de comparaison qu'il avait établis entre ces organes et ceux des Vertébrés. Les testicules des Dytiques présentent, dit-il, une grande analogie avec ceux des Carabiques. Ils sont enveloppés d'une tunique vaginale bien marquée ; l'*épididyme* est sphéroïde et son volume égale en grosseur le testicule lui-même, de sorte que l'on pourrait croire, au premier aperçu, qu'il y a deux paires de ces organes sécréteurs. Les vésicules séminales sont flexueuses et un peu renflées à leur extrémité et le conduit éjaculateur est beaucoup plus court que ces dernières.

L'armure copulatrice des *Dytiscidæ* a été étudiée, en 1849, par Ormancey. Plus tard, en 1877, les organes copulateurs mâles et femelles, ainsi que les phénomènes d'accouplement chez les Dytiques ont fait l'objet d'intéressantes recherches de la part du Dr Régimbart. Tout récemment encore, L. Auerbach (1893) a également publié un mémoire sur l'appareil génital mâle et les spermatozoïdes du *Dytiscus marginalis*. Ce dernier auteur désigne, bien à tort, sous le nom de *testicule latéral* la partie élargie et peletonnée du canal déférent. Quant à nous, nous avons toujours considéré *comme une vésicule séminale la région, plus ou moins dilatée, de chaque canal déférent*, faisant suite aux testicules. Ces parties diffèrent, en effet, par la nature de leur contenu et surtout par leur structure histologique, du reste du conduit vecteur du sperme. Elles renferment le liquide

séminal et les spermatozoïdes qui sont expulsés au moment de la copulation.

Les glandes génitales mâles des *Dytiscidæ* comprennent les parties suivantes : les *testicules*, les *canaux déférents*, les *vésicules séminales*, les *glandes annexes* (ectadénies), le *conduit éjaculateur* et l'*armure copulatrice*.

Les *testicules* du *Cybister rœselii*, au lieu d'être formés par des groupes de petites glandes arrondies, sont uniquement constitués par un tube cylindrique, entortillé et pelotonné un grand nombre de fois sur lui-même, formant ainsi une sorte de pelote ovoïde ou sphérique, dépassant 5 à 6 millimètres de diamètre et située sur les parties latérales des premiers segments abdominaux (Voy. Pl. XXI, fig. 1, T et T. *1*).

La portion initiale du tube testiculaire commence par une extrémité arrondie, à laquelle fait suite la partie tubuleuse proprement dite, d'un diamètre un peu moindre. Ce tube sinueux ne tarde pas à se pelotonner une seconde fois, formant ainsi une boule blanchâtre maintenue en place par de nombreuses fibrilles conjonctives et d'innombrables ramifications trachéennes. Cette seconde partie entortillée du canal déférent doit être considérée comme un *réservoir séminal*, l'extrémité antérieure du tube *jouant seule le rôle de glande génitale*. Le contenu du tube est, dans cette partie, de couleur blanchâtre et renferme de nombreux spermatozoïdes groupés en faisceaux ou nageant au milieu d'un liquide gluant et épais.

Le *canal déférent* se dirige ensuite en arrière et va s'ouvrir vers la portion terminale, légèrement élargie, des glandes accessoires. Le testicule, la vésicule séminale et le canal déférent dépassent, dans leur complète extension, plusieurs fois la longueur totale du corps de l'Insecte.

Les *testicules* du *Dytiscus circumflexus* (Voy. Pl. XXI, fig. 4) sont tubuleux, pelotonnés et terminés en cæcum à leur extrémité libre. Chaque peloton, de forme ovale, a environ 7 millimètres de longueur sur 4 ou 5 millimètres de large. Il

est situé dans la région médio-inférieure de l'abdomen, sous l'intestin moyen, en avant de l'armure génitale, et est maintenu dans une position à peu près fixe par de nombreuses ramifications trachéennes. Les divers rameaux trachéens, multipliés à l'infini, s'introduisent à travers les nombreuses circonvolutions du tube testiculaire et pénètrent même jusque dans l'épaisseur des parois de la glande.

Les parois de chaque tube sont minces, transparentes, et c'est de l'extrémité postérieure du peloton glandulaire que part le *canal déférent*. Ce dernier, plus étroit que les canaux formant les testicules, ne tarde pas à augmenter de diamètre et à former un second peloton aussi volumineux que le premier (testicule secondaire d'Auerbach) et que nous désignons sous le nom de *vésicule séminale* (Voy. Pl. XXI, fig. 4 *V. s.*). Cette dénomination nous paraît pleinement justifiée en nous basant sur la nature de son contenu et sur les différences de structure que présentent ses parois avec celles du canal déférent. Enfin, la portion du canal qui fait suite à la vésicule séminale va déboucher directement vers la partie terminale des glandes accessoires, à 5 millimètres environ de leur point de fusion avec le conduit éjaculateur.

Aux glandes génitales sont adjoints deux appendices tubuleux très développés, qui sont les GLANDES ACCESSOIRES ou ECTADÉNIES. Chez le *Cybister*, ces glandes se présentent sous la forme de deux tubes cylindriques, longs et sinueux, plusieurs fois recourbés sur eux-mêmes et formant un volumineux peloton situé un peu en arrière de l'appareil copulateur. Chaque tube a un diamètre atteignant parfois 1 millimètre sur une longueur de 3 à 4 centimètres. Les portions terminales des glandes présentent une dilatation ovoïde, convergent l'une vers l'autre et se fusionnent finalement en un canal impair constituant le conduit éjaculateur.

Les *glandes accessoires* du *Dytiscus circumflexus* sont également volumineuses (Voy. Pl. XXI, fig. 4, *G. a.*), cylin-

driques, recourbées et forment un volumineux massif situé au-dessous de l'intestin moyen, remplissant de la sorte la presque totalité de la cavité médio-inférieure abdominale. Ces tubes atteignent, dans leur complète extension, une longueur de 40 à 45 millimètres, sur 1 millimètre de diamètre. Leurs parois, assez épaisses, comprennent une assise musculaire longitudinale, une très mince couche annulaire et un épithélium glandulaire interne constitué par des cellules cylindriques, longues et étroites. Le contenu est une substance blanche et glaireuse, se prenant peu à peu en grumeaux, visible par transparence à travers la paroi et donnant aux tubes une teinte laiteuse. Chaque tube reçoit, vers son extrémité postérieure, le canal déférent, dont le *lumen central* conserve tout d'abord son indépendance avant de se confondre avec celui de *l'ectadénie*. C'est au point de fusion des glandes accessoires que se trouve un petit arceau chitineux, en forme de fer à cheval et situé à la face dorsale de l'extrémité antérieure du *conduit éjaculateur*.

Ce dernier est cylindrique, court, peu sinueux et ne tarde pas à pénétrer dans l'axe de l'armure génitale pour constituer le pénis membraneux ou *verge*.

L'*armure copulatrice* (1) comprend, indépendamment des parties secondaires, deux pièces principales qui sont : la plaque basilaire et le pénis chitineux (Voy. Pl. XXI, fig. 2, 3 et 5).

La pièce que nous désignons sous le nom de plaque basilaire présente la forme d'un anneau, disposé obliquement d'avant en arrière, qui entoure complètement le pénis chitineux. Cette partie n'est qu'une modification du dernier segment abdominal et comprend deux lamelles, élargies en arrière en forme de palettes, recourbées latéralement pour s'unir en avant du pénis. C'est sur le bord antérieur des

(1) A propos de l'armure copulatrice des Dytiscides, voyez les travaux d'Ormancey (1849) et surtout ceux du Dr Régimbart (1877), qui se rapportent tout spécialement au Dytique.

palettes cornées que viennent s'ouvrir les conduits excréteurs des glandes anales. Enfin, de l'arc antérieur de la plaque basilaire part une lamelle aplatie, à bords émoussés, dirigée d'avant en arrière.

Le reste de l'appareil copulateur, bien que d'apparence compliqué, est néanmoins très simple et comprend deux parties principales : un tube central ou *pénis* et deux lames latérales ou *valves* (paramères). C'est dans l'axe du pénis que passe l'extrémité postérieure du conduit éjaculateur, constituant la verge.

Les valves sont formées par deux arcs chitineux, falciformes, à extrémités antérieures élargies, recourbées et réunies en un point, tandis que l'extrémité postérieure, au contraire, est émoussée. C'est de la région médiane du bord supérieur que part une rangée de soies chitineuses, raides et dressées, dont la longueur maxima est à leur point d'origine et qui vont progressivement en diminuant au fur et à mesure qu'on se rapproche de l'extrémité postérieure.

Le *pénis* est un étui chitineux incomplet, creusé en gouttière, recourbé en crochet antérieurement et dont la région moyenne de la courbure va se mettre en contact avec le point de rencontre des deux valves. La face antérieure du crochet est creusée d'une gouttière qui se continue inférieurement jusque près de l'extrémité libre proximale du pénis. Les bords médians de l'organe forment deux sortes d'ailerons. Ils se rejoignent ensuite et limitent ainsi une sorte de canal dans lequel est située la verge. Sur le bord supéro-postérieur du pénis se trouve implantée une double rangée de soies chitineuses, raides et courtes.

Enfin, une lamelle latérale, membraneuse et transparente, qui prend son origine au point de pénétration du canal éjaculateur, recouvre inférieurement le pénis et présente, en avant et en bas, une crête chitineuse. La portion libre du pénis se termine par un petit bouton chitineux. Telle est, en quelques mots, la structure morphologique de l'appareil copulateur du *Dytiscus circumflexus*.

Agabus. — Les glandes génitales mâles des Agabes diffèrent de celles des espèces précédentes par la forme des *ectadénies* et par l'extrême réduction du peloton vésiculaire formé par la dilatation de la région moyenne du canal déférent.

Les *testicules* sont tubuleux comme ceux des Dytiques et enroulés sous forme de deux pelotons coniques ou ovoïdes localisés vers la région postéro-abdominale, de chaque côté du rectum et au-dessus de l'armure génitale (Voy. Pl. XXI, fig. 6). Les glandes anales sont situées en arrière de l'extrémité du peloton. Le tube testiculaire commence par une portion légèrement arrondie avant de prendre une forme régulièrement cylindrique. Il se rétrécit peu à peu et se continue par le *canal déférent*. Ce dernier est grêle, filiforme et sinueux. Avant de déboucher dans les glandes annexes, il se dilate légèrement, se pelotonne et forme ainsi un petit massif entouré de tissu adipeux et maintenu dans une position fixe par un lacis inextricable de filaments trachéens. Cette partie (*V. s.*) du canal constitue le *réceptacle séminal*. Le tube devient ensuite moins sinueux et va s'ouvrir vers l'extrémité terminale des glandes annexes. Le testicule, la vésicule séminale et le canal déférent dépassent, quand ils sont complètement étalés, une fois et demie la longueur du corps de l'Insecte.

Les *glandes accessoires* (ectadénies) de l'*Agabus chalconotus* sont volumineuses, eu égard aux dimensions du corps de l'Insecte. Elles sont paires et constituées par deux tubes recourbés en V dont l'extrémité terminale est aplatie et allongée en forme de fuseau. Le reste de chaque glande est à peu près uniformément cylindrique. La seconde partie, qui forme un angle aigu avec la première, diminue progressivement de diamètre, se rapproche peu à peu de sa congénère, puis se fusionne avec elle. Avant le point de fusion, on observe une légère dilatation dans laquelle vient déboucher le canal déférent. La structure histologique de ces glandes est à peu près la même que chez les Dytiques (Voy. Pl. XXI, fig. 6, *G. a.*).

Le *conduit éjaculateur* est un tube cylindrique, droit à son origine, puis recourbé en crochet ou en *S* avant de pénétrer dans l'axe de l'armure copulatrice (Voy. Pl. XXI, fig. 6). Son *lumen central* est étroit et ses parois épaisses et musculaires. Après un trajet de 5 millimètres environ dans l'intérieur du pénis chitineux, il débouche au dehors par un orifice circulaire entouré d'un petit bourrelet.

L'*armure génitale* des Agabes (Voy. Pl. XXI, fig. 7) comprend trois parties principales qui sont :

1° Une lame basilaire, aplatie, légèrement concave et bordée latéralement par un bourrelet chitineux ;

2° Un tube pénial également chitineux, conique, à extrémité postérieure amincie et légèrement recourbée vers le haut. Sa partie antérieure est dilatée et présente une large ouverture, livrant passage au conduit éjaculateur. Ce tube peut être considéré comme le résultat du reploiement d'une lamelle triangulaire convexe;

Enfin, 3° le tube pénial qui est recouvert latéralement par deux lamelles chitineuses falciformes et élargies dans leur partie médiane interne, où elles présentent une touffe de poils caractéristiques. Ces poils ou soies se présentent sous deux formes différentes : les uns sont longs, rectilignes, unisériés et légèrement denticulés sur les côtés, tandis que les autres sont, au contraire, moitié moins longs que les premiers, plus larges, cylindriques, sauf à leur partie antérieure qui est évasée, tronconique et présente une dépression en forme d'entonnoir ou de ventouse. Ces poils, raides et dilatés, doivent jouer le rôle de corps fixateurs au moment de la copulation (Voy. Pl. XXI, fig. 7).

HISTOLOGIE

GLANDES GÉNITALES MALES DES CARABIDÆ, DES CICINDELIDÆ, DES DYTISCIDÆ, etc.

Testicules. — Pour l'étude histologique de ces organes, nous nous sommes adressé, dans le groupe des *Coléoptères à testicules tubuleux*, aux espèces suivantes : *Nebria cursor* (Voy. Pl. XIX, fig. 9), *Broscus cephalotes* (Voy. Pl. XIX, fig. 10), *Dytiscus marginalis* et *Cybister rœselii* (Voy. Pl. XXI, fig. 8).

Les testicules des *Nebria* sont, ainsi que nous l'avons déjà vu, constitués par deux tubes cylindriques, longs, flexueux et disposés en un peloton plus ou moins compact. C'est vers leur extrémité cæcale que se développent les spermatozoïdes. Une section, faite suivant un plan perpendiculaire à l'axe, montre que ces organes ont une structure assez simple. Ils sont entourés extérieurement par une mince membrane (enveloppe testiculaire), dans laquelle on distingue quelques rares fibrilles circulaires. Quant à la couche épithéliale interne, on n'en trouve aucune trace, attendu qu'elle a été complètement transformée en spermatozoïdes.

La cavité interne de chaque tube glandulaire est remplie par le liquide séminal, de couleur terne, légèrement granuleux, et renferme, outre les éléments fécondateurs, quelques débris cellulaires. Les spermatozoïdes y sont également très nombreux et remplissent la cavité centrale d'un réseau filamenteux assez compact : les uns sont isolés, les autres réunis en faisceaux et d'autres sectionnés perpendiculairement à leur longueur. Ces derniers apparaissent alors sous forme de petites granulations groupées circulairement. Sur certaines sections on aperçoit parfois cependant, de distance en distance, quelques rares cellules génératrices des spermatozoïdes, bien que la cavité centrale soit remplie par les éléments fécondateurs.

Suivant l'époque à laquelle on fait les coupes et suivant le

degré d'évolution de l'épithélium interne, la glande génitale mâle se présente sous un aspect tout différent de celui que nous venons de décrire. C'est ainsi que des sections faites vers l'extrémité antérieure du *tube testiculaire* du *Broscus cephalotes* et du *Cybister rœselii*, nous ont montré l'existence de deux enveloppes, dont l'interne est très mince (Voy. Pl. XIX, fig. 10, et Pl. XXI, fig. 8).

Chez le *Cybister*, on rencontre tout d'abord une enveloppe testiculaire (*E. t.*), très visible sur les coupes. Cette membrane recouvrante externe renferme des éléments nucléés et quelques fibrilles musculaires à direction circulaire. Sa paroi interne est nettement délimitée, tandis que l'externe est sinueuse et irrégulière. Au-dessous de cette première enveloppe vient une *membrane basale*, très mince, à faces parallèles, supportant l'épithélium germinatif. Ce dernier est constitué par de grosses cellules (spermatogonies), sphériques ou ovoïdes, à contenu granuleux et à gros noyau central renfermant quelques nucléoles (1 à 3) fortement colorés par les réactifs (Voy. Pl. XXI, fig. 8, *Ep.*). Ces cellules génératrices des spermatozoïdes sont généralement appliquées contre la membrane basale. Parfois aussi, elles sont groupées en massifs laissant entre eux des espaces vides. Les cellules pariétales ne sont pas toujours étroitement unies entre elles et sont souvent séparées les unes des autres par des lacunes.

Canal déférent. — Le canal déférent a une structure histologique assez simple. Chez le *Platynus assimilis* (Voy. Pl. XX, fig. 9), ce tube comprend extérieurement une gaine formée par une membrane musculaire à fibres circulaires et longitudinales. Vient ensuite une très mince lamelle basale supportant l'épithélium interne. Ce dernier est formé par des cellules cylindriques, étroitement unies entre elles et pourvues d'un gros noyau localisé vers la base de l'élément. Dans certaines régions, la forme de l'épithélium interne est sensiblement différente : les cellules deviennent plus étroites, plus hautes et jouent alors un rôle nettement

sécréteur. L'épithélium de la partie du canal déférent correspondant à la vésicule séminale comprend des cellules moins allongées et ayant une forme sensiblement cubique.

Glandes accessoires (*ectadénies*). — La structure des parois des glandes annexes varie suivant la région considérée de l'organe et suivant les animaux soumis à l'examen. C'est ainsi que, chez le *Broscus*, nous avons constaté l'existence d'une épaisse assise de muscles circulaires et obliques (Voy. Pl. XX, fig. 7 et 8), tandis que, chez les Dytiscides, l'enveloppe externe comprend surtout des fibres longitudinales au-dessous desquelles existe un très mince ruban de fibres annulaires (Voy. Pl. XXI, fig. 9 et 10). L'ensemble de la structure de l'organe diffère, du reste, sensiblement de la structure des glandes accessoires des Chrysomélides (1).

Broscus cephalotes. — Les glandes accessoires (*ectadénies*) du *Broscus* comprennent une enveloppe externe composée d'une épaisse couche musculaire formée de fibres circulaires et de quelques faisceaux de fibres obliques et longitudinales (Voy. Pl. XX, fig. 7). Dans certaines régions, l'assise circulaire persiste seule (Voy. fig. 8). Vient ensuite une membrane basilaire, de nature conjonctive, généralement fort étroite, pourvue çà et là de quelques noyaux et servant de soutien à l'épithélium interne. Ce dernier, qui présente à peu près partout les mêmes caractères, est formé de longues cellules, étroitement unies entre elles et disposées suivant une assise unique. Ces cellules glandulaires sont très allongées et fort étroites ; elles sont à peu près régulièrement cylindriques, légèrement élargies à leurs deux extrémités et un peu rétrécies vers leur région médiane. C'est dans leur partie basilaire que sont localisés de petits noyaux ovales, à peu près également espacés les uns des autres. Le protoplasme de chaque cellule est granuleux vers la base, de couleur sombre et de nature vacuo-

(1) Voy. notre Mémoire : *Recherches sur les organes générateurs mâles des Chrysomelidæ* (Journal d'anat. et de physiol., juillet 1899).

laire à l'extrémité opposée. Le bord libre de l'épithélium est en contact avec le produit de sécrétion qui remplit le *lumen* du canal.

Dytiscidæ. — La structure des glandes annexes des *Cybister* et des *Agabus* diffère sensiblement de celle décrite dans l'espèce précédente (Voy. Pl. XXI, fig. 9 et 10). L'enveloppe externe, relativement mince, est composée, en allant de dehors en dedans, d'une membrane musculaire longitudinale, à faisceaux nettement séparés et entre lesquels on rencontre, çà et là, quelques prolongements de tubes trachéens.

Vient ensuite une très mince lamelle formée par des *fibrilles circulaires* (Voy. Pl. XXI, fig. 9). Cette membrane est nette, continue et se poursuit sur tout le pourtour de l'organe. Sur sa face interne est appliquée la *membrane basale*, très ténue, qui sert de support à l'*épithélium glandulaire*. Ce dernier est formé par des cellules cylindriques, hautes et très étroites. Elles sont unies entre elles et pourvues d'un petit noyau situé vers leur région basilaire. Chaque cellule est généralement élargie extérieurement et rétrécie vers son extrémité interne. Le contenu cellulaire est constitué par un cytoplasme granuleux dans la région périnucléaire, tandis qu'il est, au contraire, sombre et fibrillaire du côté de la cavité de la glande.

Le produit de sécrétion, qui remplit la presque totalité du *lumen central*, est une masse hyaline, d'un blanc mat, présentant parfois de fines granulations. Sous l'influence de l'alcool il se contracte et se localise alors dans la partie médiane de la cavité de la glande.

Les glandes annexes du *Colymbetes* et celles de l'*Hydroporus* (Voy. Pl. XXI, fig. 10) présentent une structure un peu différente. Si l'on pratique une coupe un peu au-dessus du point d'embouchure du canal déférent, on trouve : 1° une assise musculaire longitudinale ; 2° une couche musculaire circulaire constituée par un ruban très étroit, et enfin, 3° une membrane basale, très ténue, supportant l'épithé-

lium glandulaire interne. Ce dernier ne présente que fort peu de replis et limite le *lumen* du canal. Ses cellules sont hautes, cylindriques et à parois latérales peu apparentes (Voy. Pl. XXI, fig. 10). Leur protoplasme est granuleux à la base, sombre et pourvu de striations longitudinales vers le bord interne. C'est surtout vers ce bord que les contours cellulaires disparaissent insensiblement et où l'on n'aperçoit qu'une masse striée et pourvue de quelques rares vacuoles. Ce rebord épithélial interne est peu net et se continue insensiblement avec le produit de sécrétion.

Conduit éjaculateur (Voy. Pl. XXI, fig. 11). — Le conduit éjaculateur présente, chez le *Broscus*, la structure suivante : 1° une membrane recouvrante externe, très mince, ou membrane péritonéale ; 2° une couche formée par des fibres circulaires ; 3° des fibres obliques et, à l'intérieur, quelques fibres longitudinales, et enfin 4° une assise épithéliale chitinogène, formée par de petites cellules cubiques ou aplaties. La surface de ces cellules est recouverte par une *intima chitineuse*, pourvue de soies de même nature. Signalons, en passant, que les parois du conduit éjaculateur sont beaucoup plus épaisses que celles des glandes accessoires.

Chez le *Broscus*, comme du reste chez les Dytiques, nous avons constaté, à l'intérieur du conduit éjaculateur, un certain nombre de *replis* (Voy. Pl. XXI, fig. 11), dont deux sont surtout remarquables par leur hauteur. Dans l'axe de ces replis ou bourrelets pénètrent des prolongements musculaires de la paroi externe. Les soies ou poils chitineux dont nous avons parlé sont surtout localisés sur les crêtes.

Ajoutons, avant de terminer, que de pareilles crêtes ou papilles ont été signalées par Blatter, en 1892, dans le conduit éjaculateur de la *Periplaneta orientalis*.

RÉSUMÉ

Coléoptères à testicules simples et tubuleux.

Dans ce premier groupe, comprenant les importantes familles des *Carabidæ*, des *Cicindelidæ*, des *Dytiscidæ*, etc., les organes génitaux mâles sont construits d'après un type simple ; aussi, doit-on considérer les glandes de ces insectes comme des formes primitives.

Les *testicules* sont constitués par des tubes à peu près régulièrement cylindriques, plus ou moins sinueux, et forment un peloton situé sur les côtes de la région médio-abdominale, de part et d'autre de l'intestin postérieur. C'est à *l'extrémité antérieure*, parfois ovoïde et légèrement élargie, que se forment les spermatozoïdes, tandis que la région postérieure, plus ou moins dilatée, joue surtout le rôle de *vésicule* ou *réceptacle séminal*. Cette partie est pelotonnée chez les *Brachininæ*, les *Feronia* et les *Cicindelidæ*. La longueur du tube formé par les testicules et les vésicules séminales dépasse généralement une fois et demie ou deux fois la longueur totale du corps de l'Insecte.

Les autres parties constituant le système génital mâle sont formées par deux *glandes accessoires* (ectadénies), cylindriques et pelotonnées chez les *Carabinæ* et les *Dytiscidæ*, mais larges, volumineuses, vésiculiformes et recourbées en crochet chez les *Brachininæ*, les *Feroniinæ* et les *Cicindelidæ*.

Viennent ensuite le *conduit éjaculateur*, généralement court et tubuleux, et l'*armure copulatrice*. Cette dernière comprend le *pénis* et un système d'appendices chitineux latéraux (*valves*), assez variables suivant les espèces.

Au point de vue HISTOLOGIQUE, les *testicules* sont entourés extérieurement par une enveloppe très mince, au-dessous de laquelle se trouvent les cellules génératrices des spermatozoïdes ou spermatogonies. Les *glandes annexes* comprennent une membrane à fibres circulaires et longitudinales et une

lamelle basilaire, très mince, supportant l'épithélium interne formé par des cellules cylindriques, étroitement unies entre elles. Le produit de sécrétion, qui remplit la cavité de la glande, est une masse hyaline, de nature muqueuse, parfois granuleuse et d'un blanc mat.

Les parois des *conduits éjaculateurs* sont épaisses et comprennent : une membrane musculaire à fibres circulaires et longitudinales et une assise épithéliale chitinogène, formée par de petites cellules cubiques ou aplaties, reposant sur une très mince lamelle basilaire. La surface des cellules est recouverte d'une *intima chitineuse*, parfois lisse et parfois hérissée de soies ou de piquants.

DEUXIÈME PARTIE

GLANDES GÉNITALES MALES DES COLÉOPTÈRES A TESTICULES COMPOSÉS

Cette deuxième division comprend deux séries très importantes, correspondant à la forme anatomique affectée par les glandes testiculaires.

Dans la PREMIÈRE SÉRIE entrent les Coléoptères dont les testicules affectent une *disposition fasciculée*.

La SECONDE SÉRIE, au contraire, comprend les Coléoptères dont les glandes génitales mâles sont pourvues de *plus d'une paire de glandes annexes* et dont les *testicules sont disposés en grappes simples ou composées*.

PREMIÈRE SÉRIE

Coléoptères à testicules composés et fasciculés.

Les Coléoptères que nous allons étudier dans cette première série sont pourvus de *lobules testiculaires* plus ou moins nombreux affectant une disposition fasciculée. Chaque lobule est constitué par un grand nombre (60 à 150) d'ampoules ou *utricules spermatiques*, aplatis ou tronconiques, élargis extérieurement, amincis du côté interne et allant s'ouvrir directement à l'extrémité antérieure dilatée des canaux ou canalicules déférents. Les *glandes accessoires*, généralement au nombre d'une seule paire, se présentent presque toujours sous la forme de tubes cylindriques, plus ou moins allongés, parfois contournés ou même pelotonnés. C'est dans cette série qu'on trouve les familles ou tribus suivantes :

Cetoninæ, *Copriinæ*, *Geotrupinæ*, *Aphodiinæ*, *Melolonthinæ*, *Lucanidæ*, *Chrysomelidæ* (sauf quelques genres), *Longicornes*, *Curculionides*, etc.

Les nombreuses espèces (80) que nous avons examinées sont réparties dans les familles ou tribus suivantes :

Famille des scarabeidæ. — **Tribu des Aphodiinæ** : *Aphodius* (*Teuchestes*) *fossor* L., *Aphodius quadrimaculatus* L., *Aphodius conjugatus* Panz., *Aphodius fimetarius* L., *Aphodius varians* Duft., etc.

— **Tribu des Copriinæ** : *Copris lunaris* L., *Onthophagus fracticornis* Fabr., *Onthophagus punctatus* Illig., *Gymnopleurus flagellatus* Fabr.

— **Tribu des Geotrupinæ** : *Geotrupes mutator* Marsham, *Geotrupes stercorarius* L., *Geotrupes typhæus* L., *Bolboceras gallicus* Muls.

— **Tribu des Melolonthinæ** : *Melolontha vulgaris* Fabr., *Hoplia cærulea* Drury, *Hoplia brunnipes* Bonelli, *Hoplia farinosa* L., *Hymenoplia strigosa* Illig., *Anoxia villosa* Fabr.

— **Tribu des Rutelinæ** : *Anisoplia agricola* L., *Anomala aenea* Dej., *Anomala vitis* Fabr.

Famille des Lucanidæ : *Lucanus cervus* L., et *Dorcus parallelipipedus* L.

— **Tribu des Cetoninæ** : *Cetonia aurata* L., *Cetonia floricola* Herbst., *Cetonia affinis* Anders., *Cetonia angustata* Germ., *Cetonia cardui* Gyll., *Oxythyrea stictica* L., *Gnorimus variabilis* L., *Gnorimus nobilis* Fr., *Trichius abdominalis* Ménétr.

Famille des Chrysomelidæ. — Dans cette famille, certains genres, tels que les *Timarcha*, les *Melasoma*, etc., ont les testicules disposés en grappes ; aussi, ne faisons-nous figurer, dans cette série, que les espèces suivantes : *Chrysomela obscurella* Suffr., *Chrysomela cerealis* L., *Chrysomela marginalis* Duft., *Oreina virgulata* Germ., *Oreina cacaliæ* Schr., *Cryptocephalus sexmaculatus* Oliv., *Cryptocephalus violaceus* Fabr.

Famille des Curculionidæ. — *Cleonus sulcirostris* L., *Cleonus marmoratus* Fabr. ; *Lepyrus palustris* L. (ou *Lepyrus colon*

Fabr.), *Lyxus anguineus* L., *Erirhinus festucæ* Herbst., *Apoderus coryli* L., etc.

Famille des Longicornes ou Cerambycidæ. — **Tribu des Lepturinæ**: *Rhagium sycophanta* Schrank, *Judolia cerambyciformis* Sch., *Leptura testacea* L., *Leptura tomentosa* Fabr., *Leptura stragulata* Germ., *Leptura fulva* Degeer, *Leptura hastata* Fabr., *Strangalia maculata* Poda, *Strangalia attenuata* L., *Strangalia bifasciata* Müll., *Strangalia melanura* L., *Pachyta quadrimaculata* L.

— **Tribu des Cerambycinæ** : *Prionus coriarius* L., *Cerambyx velutinus* Brullé, *Cerambyx scopolii* Fuesslin, *Cerambyx cerdo* L., *Callidium violaceum* L., *Deilus fugax* Oliv.

— **Tribu des Lamiinæ**: *Lamia textor* L. ; *Saperda octopunctata* Scopoli ou *Saperda tremulæ* Fabr., *Leiopus nebulosus* L., *Batocera wallacei* Thoms.

— **Tribu des Ergatinæ**: *Ergates faber* Linné.

CHAPITRE PREMIER

GLANDES GÉNITALES MALES DES SCARABEIDÆ

Pour notre étude, nous avons suivi les degrés successifs de complexité qu'affectent les organes génitaux mâles. Dans les espèces que nous allons étudier aux paragraphes suivants, les *testicules* sont constitués par une série plus ou moins considérable d'*utricules spermatiques* allant s'ouvrir à l'extrémité des canalicules ou du canal déférent.

Dans cette série, comprenant les types à *testicules fasciculés*, les *glandes annexes* (ectadénies), généralement au nombre de deux, s'ouvrent presque toujours à l'extrémité antérieure du conduit éjaculateur.

Ainsi que nous l'avons dit au début de notre travail, nous ne prétendons pas, dans *notre étude d'anatomie comparée des glandes génitales mâles des Coléoptères*, donner une classification de ces Insectes, mais bien grouper les organes générateurs mâles, suivant quelques types morphologiques

autour desquels nous avons essayé de ranger les innombrables formes, au premier abord si différentes les unes des autres et si complexes.

Aphodiinæ. — Les glandes génératrices mâles des Aphodiens présentent certains rapports de similitude avec celles des Géotrupiens (Voy. le paragraphe suivant); mais elles en diffèrent cependant par la disposition des *glandes accessoires* et surtout par le mode d'embouchure des canaux déférents (Voy. Pl. XXII, fig. 1 et 2).

Les *lobules testiculaires* sont presque toujours au nombre de six paires (*T*), et ce n'est qu'exceptionnellement qu'on en trouve sept (*Aphodius conjugatus*). Ils présentent une forme globuleuse et sont groupés en un massif conoïde par l'intermédiaire de nombreux filaments trachéens. Chaque groupe testiculaire repose directement sur le plancher de la cavité abdominale, au-dessous des nombreuses circonvolutions intestinales, et de chaque côté de l'armure copulatrice.

Les divers lobules sont formés d'un grand nombre d'ampoules ou *utricules spermatiques* enveloppés extérieurement par une membrane commune et allant s'ouvrir, du côté interne, dans un réceptacle central.

De chaque lobe part un canalicule déférent, très mince, sinueux et mesurant à peine de 2 à 3 millimètres de longueur. Les six canalicules débouchent directement à l'extrémité antérieure, évasée ou cordiforme, du *canal déférent* proprement dit (Voy. Pl. XXII, fig. 1).

Ce dernier, d'un diamètre plus grand que les précédents, est relativement court et va s'unir, suivant une direction oblique, vers la face interne du tiers postérieur des glandes accessoires (Voy. Pl. XXII, fig. 1 et 2). Pendant son trajet, il décrit de nombreuses circonvolutions dont certaines, en se groupant vers le milieu de son parcours, forment un petit peloton sphérique (Voy. fig. 2). Son diamètre, sauf dans la région médiane, est presque uniforme et égale à peu près celui de la partie antérieure des glandes annexes. Sa couleur

est d'un blanc mat et ses parois sont minces et musculaires (fibres circulaires et longitudinales).

Les *vésicules séminales* sont peu apparentes et proviennent de dilatations plus ou moins accentuées des canaux déférents.

Les *glandes annexes* (ectadénies), constituées par deux tubes à peu près cylindriques, commencent par une extrémité légèrement renflée et se continuent par une partie à diamètre à peu près constant sur la moitié antérieure de l'organe. Elles se dilatent ensuite progressivement et prennent une largeur double ou triple de celle qui existait au début. C'est vers la région médiane interne de la partie renflée ou vésiculiforme que vont déboucher les canaux déférents. A partir de ce point, les glandes annexes s'aplatissent transversalement et décrivent quelques sinuosités avant de diminuer peu à peu de diamètre. Les parois de cette région sont épaisses, musculaires et limitent une cavité centrale remplie d'un liquide muqueux, au milieu duquel on peut constater la présence de quelques faisceaux de spermatozoïdes. Au fur et à mesure qu'elles se rapprochent, les extrémités postérieures des glandes accessoires diminuent de diamètre et se fusionnent enfin en un tube impair, constituant le conduit éjaculateur. Complètement étalée, chaque glande égale ou dépasse même en longueur celle du corps de l'Insecte.

Le *conduit éjaculateur* débute par une partie courte et étroite. Après un trajet d'un millimètre environ de longueur, il s'élargit ensuite brusquement et prend un diamètre quadruple de celui de la partie primitive, se recourbe en arc et pénètre finalement dans l'axe de l'armure copulatrice.

L'*armure génitale* des *Aphodiinæ* est très simple et comprend :

1° Une plaque basilaire lamelleuse, aplatie, légèrement concave, triangulaire, à bords latéraux chitineux et à sommet dirigé en avant ;

2° Une lamelle inférieure, creuse, élargie en avant, amincie en arrière et largement ouverte à sa partie supérieure.

Enfin, 3° deux pinces antérieures, dont les prolongements postérieurs, sortes de tigelles très grêles, se croisent en forme de *X*. Les bords internes des deux mors de pince sont lisses et se recourbent, à leur extrémité libre, en forme de crochet.

Les glomérules testiculaires des Onthophagus diffèrent un peu de ceux des espèces précédentes : ils sont légèrement coniques. De plus, leur nombre varie de six à huit. La forme conique présentée par les testicules ne me paraît pas suffisante pour séparer les *Onthophagus* des autres *Copriinæ* (dont les lobules testiculaires sont à peu près sphériques) pour en faire une tribu à part, comme le voudrait Ch. Roussel (Voy. les *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 1860, p. 158). Une différence si minime de forme, pour une partie seulement d'un appareil, n'est certes pas un caractère assez important pour justifier une pareille division.

Geotrupinæ. — L'appareil génital mâle des Géotrupiens diffère de celui des Aphodiens par le volume considérable des vésicules séminales, par la dilatation de l'extrémité postérieure des glandes accessoires et surtout par le mode d'embouchure des canaux déférents qui s'unissent aux glandes annexes presque au point où ces dernières vont se fusionner pour former le conduit éjaculateur (Voy. Pl. XXII, fig. 3, 4, 5 et 6).

Les *testicules* sont disposés en deux groupes comprenant chacun six lobules ou glomérules, à peu près sphériques et de couleur d'un blanc mat (Voy. fig. 3, T). Cette forme arrondie diffère de la forme discoïdale et striée qu'affectent les testicules des *Melolontha*.

La surface externe de chaque lobule est lisse et chacun d'eux est formé d'une série d'ampoules spermatiques, à extrémité distale renflée et amincies du côté interne. Chaque ampoule s'ouvre dans un réservoir central, origine du canalicule excréteur (Voy. Pl. XXII, fig. 4) très court. Les canalicules partent de la face inférieure de chaque glomérule et vont déboucher à l'extrémité antérieure élargie du canal déférent.

Cette disposition ombelliforme des six lobules testiculaires est tout à fait caractéristique.

Le *canal déférent* est un tube cylindrique, replié un grand nombre de fois sur lui-même. Il comprend deux parties nettement distinctes : l'une antérieure, mince et sinueuse, faisant directement suite aux canalicules testiculaires, et une deuxième, postérieure, d'un diamètre double de celui de la première, décrivant de nombreux tours de spire et qu'on peut considérer comme une *vésicule séminale* (Voy. Pl. XXII, fig. 4). Ses replis et sa dilatation la rendent éminemment propre à jouer le rôle de réservoir spermatique.

L'extrémité postérieure du canal déférent se rétrécit légèrement, contourne extérieurement les glandes accessoires, gagne peu à peu la face dorsale de ces dernières et s'unit à elles vers leur partie terminale, presque au point où ces organes vont déboucher dans le conduit éjaculateur (Voy. Pl. XXII, fig. 6). La portion rétrécie du canal déférent ne comprend que le tiers environ de la longueur totale du tube. Le tout forme un peloton qu'on ne déroule qu'avec la plus grande difficulté.

Les *glandes annexes* (ectadénies) sont cylindriques et très entortillées. Elles débutent par une extrémité arrondie (Voy. fig. 5) et leur première moitié est étroite, grêle, tandis que la seconde est beaucoup plus large. Elles reçoivent les canaux déférents tout à fait à leur partie terminale et à très peu de distance de leur point de fusion avec le *conduit éjaculateur* (Voy. fig. 6).

Ce dernier débute par une partie élargie, ovoïde ou tronconique. Il se rétrécit ensuite progressivement, devient cylindrique, décrit quelques sinuosités et pénètre finalement dans l'axe de l'armure copulatrice.

Melolonthinæ. — Dans la tribu des Melolonthides, nous avons soumis à notre examen les genres suivants : *Melolontha*, *Hoplia*, *Hymenoplia* et *Anoxia*. Nous allons tout d'abord résumer, en quelques lignes, la structure anatomique des

glandes génitales mâles du *Melolontha vulgaris* (1) Fabr.

Les *testicules* sont disposés en deux groupes, comprenant chacun six petites masses discoïdales, à contours irréguliers, et à surface sillonnée de stries rayonnantes, correspondant aux surfaces de séparation de petits follicules oblongs, allant converger au point d'origne du canalicule déférent. La portion cæcale arrondie de chaque follicule est tournée extérieurement contre la membrane enveloppante. C'est de la face inférieure de chaque testicule que naissent les canalicules testiculaires, allant converger vers le canal déférent proprement dit.

Le *canal déférent*, qui reçoit à son origine les canalicules des follicules, est un tube long, sinueux, plusieurs fois recourbé sur lui-même et formant un peloton très difficilement déroulable. Son extrémité antérieure est grêle et amincie, tandis que la postérieure, dilatée et fusiforme, à parois extensibles, sert de réservoir au sperme et constitue une sorte de *vésicule séminale*, dont la portion terminale amincie va déboucher à la base des glandes accessoires, vers l'origine du conduit éjaculateur.

Les *glandes annexes* (ectadénies) sont constituées par deux tubes extrêmement allongés, dépassant huit à dix fois la longueur totale du corps de l'animal. Leur extrémité antérieure est mince et pelotonnée, tandis que la portion proximale est élargie et vésiculiforme. Ces *glandes*, désignées par L. Dufour sous le nom de vésicules séminales, sécrètent un liquide blanchâtre, transparent, servant à diluer le sperme.

Le *conduit éjaculateur*, large et à parois épaisses, pénètre à l'extrémité antérieure de l'appareil copulateur et le parcourt dans toute sa longueur. Ses parois internes sont épaisses, musculaires, irrégulières, plus ou moins fortement plissées et recouvertes intérieurement d'une *intima chitineuse*.

(1) Pour compléter cette description, voy. L. Dufour, *Annales des Sciences naturelles*, p. 177, 1825; Straus-Dürckheim, *Anatomie descriptive du Melolontha vulgaris*, in-4°, avec atlas, Paris, 1828; C. Vogt et Yung, *Traité d'Anatomie comparée pratique*, t. II, p. 175, 1894, etc.

L'*armure génitale* est volumineuse, légèrement recourbée et à extrémités amincies. Elle est localisée dans la portion terminale de l'abdomen et recouverte par les dernières circonvolutions intestinales. Elle est formée de deux étuis emboîtés l'un dans l'autre. Le repli externe est chitineux et brunâtre. Quant à l'interne, de nature membraneuse, il a été désigné par Straus-Dürckheim sous le nom de prépuce.

Hoplia. — Les glandes génitales mâles des Hoplies sont un peu différentes de celles des autres Mélolonthiens. Les principales variations portent sur la forme des testicules, la brièveté relative des canaux déférents et des glandes accessoires, les dilatations terminales de ces derniers organes, et enfin sur le renflement sphérique que présente, à son origine, le conduit éjaculateur (Voy. Pl. XXII, fig. 7).

Les *lobules testiculaires*, au lieu d'être aplatis comme ceux des *Melolontha*, sont, au contraire, sphériques, piriformes ou coniques et de couleur blanchâtre. Ils sont au nombre de six, groupés au sommet des canaux déférents auxquels ils sont fixés par autant de canalicules. Ces derniers sont courts, uniformément cylindriques, plus ou moins sinueux et vont s'ouvrir, suivant une ligne circulaire, à l'extrémité antérieure dilatée du canal déférent. Chaque lobule est formé par un grand nombre d'ampoules spermatiques débouchant directement au sommet du canalicule correspondant.

Les *canaux déférents* des Hoplies sont moins longs que ceux des *Melolontha*. Ce sont des tubes cylindriques, blanchâtres, à parois minces et à course sinueuse. Ils forment, à leur origine, un petit peloton entouré par les glomérules testiculaires et situé dans les derniers segments abdominaux, de chaque côté de l'armure génitale. Ce canal, complètement développé, dépasse à peine la longueur du corps de l'Insecte. Il se dilate dans sa partie médiane pour former le *réceptacle séminal*. Sa partie terminale est également vésiculeuse et acquiert un diamètre au moins double du diamètre primitif. Enfin, chaque canal déférent va

déboucher au-dessous et sur le côté de l'extrémité postérieure de la glande accessoire correspondante.

Les *glandes accessoires* présentent la forme de deux tubes cylindriques allongés, de teinte blanchâtre et dont l'origine est arrondie et légèrement dilatée. Elles atteignent à peine, dans leur complète extension, deux fois la longueur du corps de l'animal. Après avoir décrit plusieurs circonvolutions et formé un petit peloton, elles se dilatent dans leur région postérieure et forment deux réservoirs allongés, recourbés en arc et accolés par leur face interne. Ces deux réservoirs, dont le diamètre dépasse trois fois celui des glandes, vont s'ouvrir à l'extrémité antérieure du *conduit éjaculateur*.

Ce dernier est court comparativement à celui des Melolontha et mesure à peine 6 à 8 millimètres de longueur. Son extrémité antérieure reçoit les portions terminales dilatées des canaux déférents et des glandes accessoires. Le conduit se rétrécit tout d'abord, puis se dilate ensuite brusquement en une vésicule sphérique, à la suite de laquelle il se rétrécit une seconde fois, augmente de nouveau de diamètre, prend une forme tronconique et pénètre finalement dans l'appareil copulateur. C'est avant d'arriver dans ce dernier qu'il se recourbe à angle aigu et affecte ainsi une direction très caractéristique.

L'*armure copulatrice* de l'*Hoplia farinosa* ne comprend qu'une large pièce chitineuse externe et, à l'intérieur, un petit arc également chitineux, pourvu antérieurement de deux appendices styliformes très grêles. La plaque recouvrante externe comprend une partie basilaire élargie, soutenant la partie coudée à angle aigu du conduit éjaculateur. A son extrémité sont soudés deux longs appendices rectangulaires, à pointes dilatées et émoussées. Ces deux appendices, pouvant se rapprocher ou s'écarter au gré de l'animal, jouent le rôle de pinces et servent à maintenir le femelle pendant l'accouplement (Voy. Pl. XXII, fig. 7).

Rutelinæ. — L'appareil reproducteur mâle des *Rutelinæ*

présente beaucoup d'analogies avec celui des espèces précédentes. Les principales différences portent sur la forme et la longueur des canaux déférents, sur le conduit éjaculateur et la disposition des glandes annexes (Voy. Pl. XXII, fig. 8, 9 et 10).

Anisoplia. — Les *testicules* des Anisoplies comprennent, suivant les espèces, un nombre variable de lobules. C'est ainsi que nous en avons rencontré tantôt quatre et tantôt six paires. Chaque lobule affecte une forme sphérique, à surface externe striée. Les striations correspondent aux diverses ampoules spermatiques dont est composé le glomérule (Voy. Pl. XXII, fig. 8). A la suite de chaque lobule vient un fin canalicule déférent, court, blanchâtre et plissé, lequel va déboucher à l'extrémité dilatée du canal déférent. Les deux groupes de testicules, fasciculés et disposés en ombelle, sont généralement accolés l'un à l'autre, noyés dans une atmosphère plus ou moins épaisse de tissu adipeux et sillonnés par une infinité de filaments trachéens, formant de la sorte un véritable réseau.

Les *canaux déférents* sont moins longs que ceux des Melolonthinæ (Voy. Pl. XXII, fig. 10). Ils débutent par une extrémité élargie recevant les canalicules lobulaires. Le canal, tortueux à son origine, est blanchâtre et uniformément cylindrique. Après un court trajet, il se dilate légèrement, se replie un certain nombre de fois sur lui-même sans cependant se pelotonner, prend une direction rectiligne et va déboucher dans le conduit éjaculateur, du côté externe de la glande annexe correspondante. Les parties élargies des canaux déférents constituent les *réceptacles séminaux*.

Les *glandes annexes* (ectadénies) des Anisoplies sont caractérisées par leur forme et surtout par leur extrême longueur qui dépasse huit à dix fois celle du corps de l'Insecte. Elles comprennent deux parties parfaitement distinctes par leur forme et leur dimension. La partie antérieure, arrondie à son origine, est formée par un tube grêle, cylindrique, d'un diamètre à peu près double d'un tube de Malpighi.

Chaque glande, très sinueuse, forme tout d'abord un gros peloton blanchâtre localisé dans la région postérieure abdominale, au-dessous du rectum et de part et d'autre de l'appareil copulateur. L'organe se renfle ensuite et forme un second peloton plus volumineux que le premier, situé en avant du pénis et un peu au-dessus de la courbure du conduit éjaculateur. La glande se continue ensuite, en présentant toujours de nombreuses circonvolutions, passe au-dessous du canal déférent, se recourbe en arrière et va s'ouvrir à l'extrémité antérieure du conduit éjaculateur (Voy. Pl. XXII, fig. 10).

Le *conduit éjaculateur* est relativement court et recourbé en crosse. Il comprend deux parties très nettes par leur diamètre et leur longueur. La partie antérieure est courte, cylindrique et à peu près rectiligne. Elle mesure à peine $1^{mm},5$ de longueur et son extrémité distale, légèrement aplatie, reçoit les glandes annexes et les canaux déférents. Quant à la seconde partie du conduit, trois fois plus longue que la première, elle est très élargie et recourbée en arc. Cette énorme dilatation ne correspond nullement à une augmentation du diamètre interne de la lumière du tube, mais bien à l'épaississement de ses parois. Ces dernières sont fortement musculaires et constituées par des fibres circulaires et longitudinales.

La structure de l'*appareil copulateur* est moins compliquée que celle des autres Scarabéides. Il comprend un tube chitineux (pénis) et légèrement émoussé à son extrémité libre. Ce tube n'enveloppe pas complètement la totalité de la portion musculaire interne et laisse une bandelette libre du côté inférieur. Il est formé par trois pièces ajoutées bout à bout et dont la dernière émet deux prolongements entre lesquels est située l'extrémité libre du conduit éjaculateur. La partie interne de l'appareil comprend deux pièces chitineuses. Enfin, la région centrale est constituée par du tissu musculaire et des faisceaux conjonctifs dans l'axe desquels passe la *verge* ou partie terminale du conduit éjaculateur.

CHAPITRE II

GLANDES GÉNITALES MALES DES LUCANIDÆ

Dans la famille des Lucanides, nous n'avons soumis à notre examen que deux espèces, très communes dans le Plateau central de la France, le *Lucanus cervus* et le *Dorcus parallelipipedus* L. (Voy. Pl. XXIII, fig. 2, 3 et 4 et Pl. XXIV, fig. 1 et 2).

La description donnée par L. Dufour des testicules du *Lucanus* est inexacte (Voy. *Annales des Sciences naturelles*, t. VI, p. 179, 1825). Ces organes, dit-il, sont sphéroïdes, de la grosseur d'un pois, et, au lieu d'être formés par une agglomération de capsules spermatiques, ils le sont par les *circonvolutions d'un vaisseau testiculaire*. Les vésicules séminales, au nombre de deux seulement, sont filiformes, plus longues que tout le corps de l'Insecte, et diversement repliées sur elles-mêmes, etc. La même erreur est reproduite dans la description des testicules du *Dorcus*, qu'il considère comme formés chacun par un tube présentant, de distance en distance, des renflements moniliformes.

Les organes génitaux mâles des Lucanides, ceux du *Lucanus* en particulier, présentent quelques analogies de forme avec ceux des Scarabéides. Pourtant, certaines particularités les différencient de ceux de ces derniers. Les principales modifications portent sur le nombre des *lobules testiculaires* (dix), sur la forme des canaux déférents et le pelotonnement des glandes accessoires (Voy. Pl. XXIII, fig. 3).

Testicules. — La glande testiculaire est composée de dix *lobules*, tandis qu'on n'en rencontre que six chez le *Melolontha*. Chaque lobule présente la forme d'une petite masse discoïdale et aplatie, mesurant à peine de 6 à 8 dixièmes de millimètre suivant son plus grand diamètre. Sa surface externe est lisse et ne présente que très rarement des striations longitudinales. Les divers lobules sont constitués par de nom-

breuses petites *ampoules spermatiques* à extrémité cæcale dilatée et s'ouvrant, du côté opposé, dans un réceptacle commun. Une membrane enveloppante externe recouvre chaque lobule. C'est du centre de chaque glomérule génital que part le *canalicule déférent* qui, après un trajet d'un millimètre environ, va déboucher au sommet, légèrement dilaté, du canal déférent. Cette extrémité terminale est à peu près hémisphérique, et les dix canalicules, au lieu de converger au point culminant de l'extrémité antérieure, s'ouvrent en des points équidistants, sur une ligne circulaire correspondant sensiblement à l'origine de la partie cylindrique du tube. Grâce à cette disposition, une petite portion terminale convexe émerge dans l'espace laissé libre entre les canalicules testiculaires (Voy. Pl. XXIII, fig. 2).

Les *canaux déférents* dépassent 3 centimètres de longueur quand ils sont complètement déroulés et présentent deux régions très nettes : l'une antérieure dilatée et l'autre postérieure, courte et rétrécie. La première partie est large, pelotonnée et forme un massif blanchâtre et presque sphérique, situé dans la région postérieure abdominale, de chaque côté de l'armure génitale. Cette première dilatation, remplie de liquide spermatique, peut être considérée comme une *vésicule séminale*. Le peloton que forme le canal déférent a de 7 à 9 millimètres de diamètre. La portion terminale du conduit, courte et rétrécie, va s'ouvrir à l'extrémité antérieure du canal éjaculateur, en avant et un peu au-dessus de l'orifice des glandes accessoires. Une section, faite à travers la vésicule séminale, permet de constater l'existence d'un large lumen contenant un liquide visqueux, blanchâtre et opalescent (Voy. Pl. XXIII, fig. 2 et 3).

Les *glandes accessoires* (ectadénies) sont remarquables par leur forme tubuleuse et leur longueur qui dépasse trois ou quatre fois celle du corps de l'Insecte. Chaque glande est constituée par un long conduit, à peu près régulièrement cylindrique et ne présentant, dans sa région médiane, qu'un petit renflement vésiculaire (Voy. Pl. XXIII, fig. 3, R). Le dia-

mètre moyen de l'organe est compris entre $0^{mm},4$ et $0^{mm},5$. Ces glandes sont généralement transparentes dans leur partie initiale et renferment un contenu blanchâtre ou jaune clair et d'apparence glaireuse ou muqueuse. Elles débutent par un léger renflement ovalaire et deviennent ensuite à peu près régulièrement cylindriques. En continuant leur marche, elles décrivent un certain nombre de circonvolutions et forment un peloton aplati et directement appliqué contre la région entortillée du canal déférent, de chaque côté du rectum. Le tube glandulaire, après sa sortie du peloton, se rétrécit, se recourbe et va déboucher à l'extrémité antérieure du conduit éjaculateur, au-dessous et un peu en arrière de l'orifice du canal déférent (Voy. Pl. XXIII, fig. 3 et 4). On parvient assez facilement à dérouler le peloton formé par les *glandes annexes*, mais la même opération est fort difficile quand on essaye d'étaler le canal déférent. — Contrairement à ce qui existe chez presque tous les Mélolonthiens, on ne constate qu'une très légère dilatation vésiculaire aux glandes annexes des Lucanides (Voy. fig. 3, R).

Le *conduit éjaculateur* des Lucanes, dont la longueur dépasse 3 centimètres, présente deux parties très nettes : l'une antérieure, élargie, recourbée en fer à chevalet pourvue d'un diamètre de $1^{mm},5$ environ, et l'autre, postérieure, cylindrique, filiforme et dont l'épaisseur n'est guère qu'un cinquième de celle de la région précédente (Voy. Pl. XXIII, fig. 3 et 4). Son extrémité (E) est large, aplatie sur ses deux faces et reçoit latéralement les glandes accessoires et les canaux déférents. Le tube, élargi dans sa première partie, conserve son même diamètre sur une longueur de 12 millimètres environ. Ses parois seules sont épaissies. Il décrit tout d'abord une grande courbure, se rétrécit ensuite insensiblement, puis brusquement pour devenir filiforme, uniformément cylindrique, et conserver à peu près ses mêmes dimensions transversales jusqu'au moment de pénétrer dans l'axe de l'armure copulatrice.

La portion du conduit éjaculateur (*verge*) située dans le

pénis présente une légère dilatation médiane. Ses parois sont musculaires et son lumen central, entouré par une gaine chitineuse, est très étroit. Le conduit passe au-dessous d'un arc chitineux transverse, repose ensuite sur une plaquette inférieure (Voy. Pl. XXIV, fig. 2 P et A) et se continue par une lamelle ou languette légèrement aplatie B. *1*. A cette dernière fait suite un long appendice filiforme, chitineux et recourbé en spirale (F). Ce prolongement, plusieurs fois replié sur lui-même, simule assez bien la forme que présente la trompe d'un papillon. Nous n'avons rencontré nulle part, chez les Coléoptères, un pareil filament spiralé qui, sans nul doute, doit être un organe d'excitation au moment de l'accouplement.

Appareil copulateur. — Cet appareil comprend trois pièces principales, dont l'inférieure, la *palette*, supporte les deux autres, concentriques et emboîtées l'une dans l'autre : l'*étui pénial* et le *pénis*. Ce dernier contient, suivant son axe, la partie terminale du conduit éjaculateur.

La *palette* est située directement au-dessous de l'étui pénial et lui sert de soutien. C'est une lamelle chitineuse recourbée, à convexité inférieure, amincie en avant et élargie en arrière. Sa partie antérieure porte de gros faisceaux musculaires qui vont se rattacher au pénis. Latéralement, une membrane cornée, mince et transparente, recouvre en partie l'appareil copulateur.

L'*étui pénial* ou gaine du pénis comprend deux parties : l'une antérieure, légèrement concave, et l'autre postérieure, composée de deux pièces courbes, amincies à leur extrémité libre et formant deux sortes de pinces.

La partie antérieure de l'étui n'est formée que par une pièce unique, creuse, recourbée dans le sens antéro-postérieur, amincie en avant et élargie en arrière où elle se termine par quatre denticulations, dont les deux latérales se redressent et embrassent la partie médiane de l'armure. La seconde pièce de l'étui est constituée par deux lamelles ou valves, fixées en avant, mais libres en arrière et termi-

nées par un court crochet dirigé verticalement. Chaque valve présente la forme d'un mors de pince et peut jouer le rôle d'organe fixateur en se rapprochant de sa congénère.

Le *pénis* proprement dit est lui-même soutenu par une lamelle chitineuse pourvue de deux longues tigelles dirigées en avant. Ces tigelles sont unies entre elles par un arc transverse, qui se continue, en arrière, par une plaquette légèrement convexe et échancrée à ses deux extrémités. A son bord postérieur se trouvent deux bourrelets blanchâtres, non chitineux, entre lesquels émerge la languette qui fait suite au conduit éjaculateur et se continue par le filament spiralé et filiforme dont nous avons déjà parlé (Voy. Pl. XXIV, fig. 2).

Dorcus parallelipipedus. — Les organes reproducteurs mâles du *Dorcus* offrent à peu près la même disposition que ceux des Lucanes (Voy. Pl. XXIV, fig. 1). Les *lobules* ou glomérules testiculaires, au nombre de dix à douze pour chaque glande, sont globuleux ou légèrement aplatis à leur face supérieure. Les *glandes annexes* sont plus grêles, relativement aux dimensions du corps de l'Insecte, que celles de l'espèce précédente. En outre, le *conduit éjaculateur*, mince à son origine, se dilate brusquement et se recourbe ensuite en forme de crochet. Après ce premier élargissement, il s'amincit de nouveau, devient filiforme et pénètre, après un trajet de 10 à 12 millimètres, à l'extrémité antérieure de l'armure copulatrice.

CHAPITRE III

GLANDES GÉNITALES MALES DES CETONINÆ

Ainsi que nous l'avons déjà dit, dans cette *Étude d'anatomie comparée des organes génitaux mâles des Coléoptères*, nous sommes loin d'avoir suivi les classifications ordinaires, basées uniquement sur des caractères morphologiques extérieurs.

Nous avons simplement groupé, autour d'un très petit nombre de types, des espèces appartenant parfois à des familles ou à des tribus très éloignées les unes des autres, mais dont les organes que nous étudions présentent à peu près les mêmes dispositions anatomiques. C'est ainsi que nous avons été amené à placer la tribu des *Cetoninæ* après la famille des Lucanides, à cause du plus grand degré de complexité que présentent les glandes génitales mâles des Cétoines.

Dans la tribu des Cetoninæ, nous avons tout particulièrement étudié les genres suivants : *Oxythyrea*, *Trichius Gnorimus* et *Cetonia* (Voy. Pl. XXIII, fig. 1 et 6).

1° Oxythyrea et Trichius. — Les glomérules testiculaires sont, chez l'*Oxythyrea*, au nombre de six pour chaque glande. On en compte presque toujours dix chez le *Trichius*.

Les *glomérules* de l'Oxythyrea ont une forme aplatie ou discoïdale et parfois globuleuse, à faces supérieure convexe et inférieure concave. Leur apparence extérieure affecte à peu près celle d'un chapeau de champignon et les utricules spermatiques qui les constituent rappellent la disposition des lamelles qui portent l'hyménium. Ils sont enveloppés d'une mince membrane et constitués par une multitude de tubes aplatis et à extrémité cæcale externe légèrement renflée. Leur extrémité interne amincie va, au contraire, s'ouvrir dans une sorte de réceptacle central d'où part le canalicule déférent. Ce dernier est mince, presque capillaire, peu sinueux et va déboucher à l'extrémité dilatée du canal déférent. Les six canalicules s'ouvrent, suivant une ligne circulaire, autour de cette extrémité élargie (Voy. Pl. XXIII, fig. 6).

Les glomérules testiculaires (au nombre de dix) du *Trichius* présentent la forme d'un tronc de pyramide, à base irrégulière tournée vers l'extérieur. C'est de l'extrémité tronquée et ombiliquée dans sa partie médiane que naît le canalicule excréteur.

Les *canaux déférents* de l'*Oxythyrea* sont cylindriques et dépassent, quand ils sont complètement étalés, la longueur du corps de l'Insecte. Leur extrémité antérieure est renflée, déprimée à son centre et presque cordiforme. Elle reçoit sur son pourtour les six canalicules efférents dont les orifices sont disposés presque circulairement. Le tube est tout d'abord fort sinueux et forme même un petit peloton dû aux nombreux tours spiralés qu'il décrit. Il se dilate ensuite brusquement tout en décrivant de nombreux tours héliçoïdaux. Cette portion du canal, pelotonnée et dilatée, renfermant de nombreux spermatozoïdes, peut être considérée comme jouant le rôle de *vésicule séminale*. A la suite de cette dernière, le canal déférent diminue de diamètre, devient à peu près régulièrement cylindrique et se dirige en arrière pour s'unir aux parties terminales des glandes annexes.

Les canaux déférents des *Trichius* sont également cylindriques et présentent, vers leur région médiane, une large dilatation vésiculiforme constituant le *réceptacle séminal*.

Les *glandes annexes* (ectadénies) sont deux tubes cylindriques, blanchâtres et plus longs que les canaux déférents. Elles décrivent de nombreuses circonvolutions et présentent une dilatation terminale, assez accentuée, remplie d'un liquide blanchâtre et gluant. Chez le *Trichius*, ces glandes sont plus longues que celles de l'*Oxythyrea*, elles sont flexueuses, blanchâtres et forment un volumineux peloton.

Le *conduit éjaculateur* de l'*Oxythyrea*, contrairement à ce qui a lieu chez les Mélolonthiens, est très court. Il comprend deux parties principales (Voy. Pl. XXIII, fig. 6) : l'une antérieure étroite et l'autre postérieure, beaucoup plus large et à parois très épaisses. La première est courte, cylindrique et recourbée.

Elle se dilate brusquement et se continue par un tube très large, replié en forme de crosse et à parois musculaires très épaisses. Cette seconde partie est à peu près régulièrement cylindrique et conserve son même diamètre

en pénétrant à l'extrémité antérieure de l'armure génitale.

L'*armure génitale* affecte la forme d'un prisme quadrangulaire et comprend, comme partie principale, le *pénis*. Ce dernier est formé : 1° par une pièce rectangulaire supérieure, en forme de bouclier, et 2° par deux lamelles postérieures, écartées l'une de l'autre, bidentées et jouant le rôle de pinces.

2° Cetonia. — L'appareil génital mâle des Cétoines présente un plus grand degré de complexité que celui des autres espèces appartenant à la même tribu. Ici, contrairement à ce que nous avons constaté jusqu'à présent, nous voyons apparaître trois paires de glandes annexes.

Les *testicules*, chez la *Cetonia aurata* et la *Cetonia floricola*, sont composés chacun par douze paires de glomérules ou *lobules* munis de canalicules vecteurs longs et flexueux. Chaque glomérule, pris à part, présente une forme lenticulaire très nette, à contours réguliers. Il est constitué par une infinité de tubules ou *ampoules spermatiques*, à peu près cylindriques, grêles et courtes, terminées en cæcum à leur extrémité distale et s'ouvrant dans un petit réceptacle central, origine du canalicule efférent. Ce sont les cellules épithéliales qui tapissent la face interne de ces ampoules, lesquelles se transforment en spermatozoïdes (Voy. Pl. XXIII, fig. 1). Une membrane, mince et transparente, enveloppe chaque glomérule testiculaire et permet d'apercevoir par transparence les utricules spermatiques internes. Les canalicules déférents qui partent de la face inférieure de chacun des lobules, sont étroits, cylindriques, flexueux et vont déboucher à l'extrémité antérieure du canal déférent proprement dit, en des points peu distants les uns des autres (Voy. Pl. XXIII, fig. 1). Les deux groupes de glomérules testiculaires forment deux massifs irréguliers (*testicules*), situés dans les derniers segments abdominaux.

Les *canaux déférents* sont longs, cylindriques et décrivent de nombreuses circonvolutions avant de s'ouvrir à l'extrémité dilatée du conduit éjaculateur. Leur région anté-

rieure est amincie, tandis que leur partie terminale s'élargit et forme une petite ampoule ovoïde. Ces canaux sont remarquables par leur volume comparativement à celui des autres parties de l'appareil et forment, dans la région postérieure abdominale, au-dessous du tube digestif, deux gros pelotons blanchâtres.

Glandes annexes. — Les glandes annexes sont, chez les *Cetonia*, au nombre de trois paires. Nous désignerons, sous le nom de *mésadénies*, les deux paires internes qui s'unissent, à leur partie terminale, en deux tubes très courts allant déboucher, de part et d'autre, à la base du canal déférent. Nous réserverons, au contraire, le nom d'*ectadénies* aux glandes annexes qui s'ouvrent directement à l'extrémité antérieure du conduit éjaculateur et qu'on peut considérer comme des dépendances directes de ce dernier (1).

Les *mésadénies* des Cétoines, au nombre de deux paires (Voy. Pl. XXIII, fig. 1), sont formées par deux longs tubes cylindriques, comprenant deux parties très distinctes : l'une antérieure, étroite et formant un peloton blanchâtre appliqué contre la face antérieure des testicules. Chaque tube se dilate ensuite et prend un diamètre double de celui qu'il avait primitivement. Le contenu de chaque organe est un liquide blanchâtre, muqueux, gluant et facilement visible à travers la paroi transparente du tube. Les quatre glandes s'unissent deux à deux, de chaque côté, pour former deux tubes très courts. Ces derniers vont chacun déboucher du côté interne de l'extrémité terminale du canal déférent correspondant, en un point très voisin de l'origine du conduit éjaculateur (Voy. Pl. XXIII, fig. 1, *M* et *Me*).

A l'appareil génital mâle des Cétoines se rattachent aussi deux appendices glandulaires, cylindriques (*ectadénies*), fixés à l'extrémité antéro-latérale du conduit éjaculateur. Ces glandes sont constituées par deux tubes sinueux, larges, décrivant de nombreuses circonvolutions et formant un

(1) Rappelons, en passant, que ces deux dénominations ne comportent aucune allusion concernant l'origine de ces glandes.

peloton au milieu des replis des canaux déférents. Ces deux glandes annexes, par leur position et leur mode d'embouchure, peuvent être considérées comme des évaginations tubuleuses du conduit éjaculateur.

Le *conduit éjaculateur* de la *Cetonia aurata* est très court et recourbé en arc. Il débute par une extrémité dilatée et cordiforme et se continue par une partie amincie qui décrit une courbure avant d'augmenter encore de diamètre. La dilatation terminale commence presque brusquement et atteint un diamètre à peu près double de celui de la partie antérieure. Cette partie dilatée décrit, comme la première, une courbe avant de pénétrer dans l'*appareil copulateur*.

Ce dernier, qui atteint de 8 à 9 millimètres de longueur, comprend un certain nombre de pièces chitineuses situées dorsalement. La pièce antérieure est formée par une plaque unique, convexe et élargie à ses deux extrémités. La plaque postérieure forme un étui entourant complètement le pénis. Elle est constituée par deux lamelles libres en arrière, mais soudées en avant.

L'extrémité de la plaque unique, provenant de cette soudure, se termine par deux pointes mousses, entre lesquelles se voit l'orifice du conduit éjaculateur (Voy. Pl. XXIII, fig. 1).

HISTOLOGIE

GLANDES GÉNITALES MALES DES SCARABEIDÆ ET DES LUCANIDÆ.

Avant de terminer ce chapitre, nous allons étudier la structure histologique des organes générateurs mâles de quelques Coléoptères (*Cetoninæ* et *Lucanidæ*) à testicules multiples et fasciculés (Voy. Pl. XXIII, fig. 5 ; Pl. XXIV, fig. 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, et 12, et Pl. XXV, fig. 1).

Nous avons déjà vu que chaque glomérule testiculaire de *Cetoninæ* est constitué par un grand nombre *d'ampoules* ou utricules spermatiques (*canalicules séminifères*), en forme de massues, à extrémité distale arrondie et dilatée et à portion

interne amincie et cylindrique, s'ouvrant directement dans une sorte de réceptacle, duquel part le *canalicule déférent*. Une section transversale, faite à travers un lobule testiculaire de *Cetonia* (Voy. Pl. XXIV, fig. 5) nous rend bien compte de cette structure et nous montre la disposition des canalicules ainsi que la forme du réceptacle où ils vont déboucher.

L'ensemble de l'organe est recouvert par une très mince membrane (enveloppe glomérulaire) contre laquelle viennent s'appuyer les parois externes des *utricules* ou *ampoules spermatiques*. Ces dernières présentent, dans leur ensemble, la forme d'un trapèze ou d'un rectangle très allongé (Voy. Pl. XXIV, fig. 5 et 6). Dans la plupart des cas, leur bord externe est double ou même parfois triple du diamètre de leur orifice interne. Les cloisons latérales sont ténues, sinueuses et constituées par quelques fibrilles provenant de prolongements émanés de l'enveloppe du lobe et surtout de celle des ampoules. Leur cavité interne renferme, soit des cellules génératrices des spermatozoïdes ou spermatogonies, soit des faisceaux de spermatozoïdes complètement développés et dont les uns sont sectionnés et d'autres, au contraire, sont vus de profil. Les *spermatogonies* sont des cellules sphériques, pourvues d'un gros noyau et réunies par groupes contigus ou isolés les uns des autres.

Sur une section transversale, on compte parfois, pour chaque lobe testiculaire, de cinquante à soixante utricules spermatiques.

Le réservoir collecteur central de chaque glomérule comprend extérieurement une mince enveloppe musculaire, une membrane basale très mince et enfin une assise épithéliale formée par une rangée de hautes cellules cylindriques et pourvues d'un noyau central. La cavité du réceptacle est rempliè d'un liquide hyalin et réfringent et d'une multitude de spermatozoïdes groupés en faisceaux ou orientés en tous sens.

Une coupe faite transversalement en dehors de la région centrale présente, chez la *Cetonia floricola* L., de grandes analogies avec une section pratiquée dans les organes

homologues des Chrysomélides et des Longicornes. La section représentée par la figure 4 (Pl. XXIV), passe non loin des bords de l'organe et les divers utricules spermatiques ont été intéressés obliquement. L'ensemble de l'organe est entouré par une membrane commune ; au-dessous de cette dernière vient une assise de fibrilles circulaires qui envoie, vers le centre, des prolongements lamellaires constituant les cloisons séparatrices des diverses ampoules séminales. On trouve dans ces dernières deux sortes d'éléments : des spermogonies et des spermatozoïdes. Les premières sont des cellules sphériques, à gros noyau granuleux, rarement central et presque toujours excentrique. Elles sont presque toujours groupées, au nombre de vingt à trente, en masses presque sphériques localisées contre les parois des utricules (Voy. Pl. XXIV, fig. 4).

Des coupes de canalicules déférents de *Cetonia aurata* (Voy. Pl. XXIV, fig. 7) sont allongées, ovales et non circulaires comme celles des conduits vecteurs. Leur structure rappelle un peu celle de ces derniers, avec cette différence que les cellules sont plus régulièrement cylindriques et à protoplasme granuleux. Leur noyau est ovale et leurs parois internes sont irrégulières et peu apparentes.

Canaux déférents. — La structure des canaux déférents est très simple. Chez les *Geotrupes mutator*, on trouve extérieurement une mince enveloppe musculaire à fibres circulaires (Voy. Pl. XXIII, fig. 5). Vient ensuite une membrane basale, de nature conjonctive, hyaline et très ténue. L'épithélium interne se compose de cellules cubiques ou rectangulaires, à gros noyaux sphériques et granuleux. Le cytoplasme est également granuleux vers la base et vacuolaire du côté interne. Le bord libre de l'assise cellulaire est plus ou moins régulier et se présente fréquemment avec des déchirures.

La cavité interne du canal déférent est généralement sinueuse et renferme une masse compacte et granuleuse produite par la sécrétion des cellules de la paroi. Ce con-

tenu se coagule par l'action des liquides fixateurs (alcool, sublimé, etc.), mais ne se contracte généralement pas, car, dans le cas présent, il adhère étroitement au bord interne de l'épithélium pariétal.

Les *glomérules testiculaires* et les *canaux déférents* des Lucanes et des Dorcus présentent à peu près la même structure histologique que ceux des Cétoniens, aussi, nous dispenserons-nous de les décrire.

Les *vésicules séminales* du *Dorcus,* simples dilatations des canaux déférents, diffèrent cependant, quant à leur structure, de celles des espèces précédentes, par la forme aplatie de leur épithélium interne. Leurs parois sont minces, transparentes et formées par une membrane musculaire à fibres circulaires. Les cellules pariétales, limitant le lumen central, sont aplaties, étroitement unies entre elles et pourvues de noyaux ovales à grand axe transverse. Le protoplasme présente, surtout du côté interne, de nombreuses vacuoles (Voy. Pl. XXIV, fig. 8).

Les *glandes annexes* (ectadénies) des Lucanes, remarquables par leur transparence et la couleur de leur contenu, sont formées par deux tubes cylindriques, flexueux et dépassant deux ou trois fois la longueur du corps de l'Insecte. Leur structure histologique nous démontre, d'une façon très nette, leur nature glandulaire ; de plus, la forme et la disposition de leur épithélium interne ne sont pas sans présenter une analogie avec celles de l'épithélium intestinal que nous avons décrites chez les Orthoptères et en particulier chez les *Forticulidæ* (Voy. *Appareil digestif des Orthoptères* : Ann. des Sciences naturelles, Zool., 1897).

Une section transversale, faite perpendiculairement à l'axe de chaque tube glandulaire, nous présente à considérer : 1° une membrane à parois minces et transparentes, formée principalement par des fibres circulaires, avec quelques rares faisceaux longitudinaux ; 2° une membrane basilaire, et 3° l'épithélium sécréteur interne. Ce dernier est constitué par de hautes cellules cylindriques, placées côte à côte et dis-

posées en une assise unique. Le contenu cellulaire est clair autour du noyau, mais légèrement granuleux à ses deux extrémités. Parfois, le bord interne présente quelques vacuoles. Sur le pourtour de ce même bord on observe constamment la présence de petits globules réfringents et fortement colorés, dont les uns sont encore adhérents à la cellule et les autres complètement libres dans la cavité centrale du tube glandulaire (Voy. Pl. XXIV, fig. 10). Ils sont souvent disposés en une ou plusieurs assises ; certains même ne tiennent au bord interne de la cellule que par un pédicule plus ou moins long. Ces globules se colorent intensivement par le picro-carmin, et leur nombre, ainsi que leur situation par rapport à l'épithélium interne, témoigne en faveur de la grande activité sécrétrice de la glande. La cavité centrale de l'organe est remplie par un produit épais, compact, hyalin, transparent et entouré parfois d'un manchon de globules nouvellement sécrétés.

Dans le *Dorcus parallelipipedus*, les phénomènes de sécrétion se présentent encore avec plus de netteté que dans l'espèce précédente. Les cellules de l'épithélium interne sont allongées, cylindriques et à parois latérales peu apparentes (Voy. Pl. XXIV, fig. 11). Leur protoplasme, granuleux vers la base, est compact et fibrillaire du côté interne. Le noyau, situé dans la région centrale de l'élément, est ovale et étroit. Nous avons pu, à maintes reprises, étudier comment la cellule épithéliale expulse son contenu muqueux. A un moment donné, le bord interne de la cellule se rompt et on voit s'échapper un produit homogène, compact et gluant. Le globule sécrété forme tout d'abord un capuchon hémisphérique, s'étire, s'allonge et tombe finalement dans la cavité centrale de la glande. Parfois la gouttelette est reliée au bord interne de la cellule par un fin pédicule. Souvent la paroi interne épithéliale est entourée d'un bourrelet moniliforme dû à l'accolement des globules sécrétés.

Le produit de sécrétion est tout d'abord gluant et gélatineux, mais il ne tarde pas à se coaguler, par l'action des

réactifs, en une masse homogène, hyaline et transparente.

Conduit éjaculateur. — Le conduit éjaculateur des Lucanides présente deux parties tout à fait différentes quant à leurs dimensions : la première est large et recourbée en fer à cheval, tandis que la seconde est grêle et filiforme. La structure histologique de ces deux parties est à peu près identique, et la dilatation est due, non pas à l'élargissement de la lumière interne, mais bien à l'épaississement considérable que présentent les parois musculaires du conduit.

Si l'on fait une section transversale dans la partie antérieure élargie du conduit éjaculateur du *Lucanus cervus*, on trouve successivement les diverses couches suivantes (Voy. Pl. XXV, fig. 1) :

1° A l'extérieur, une très mince membrane recouvrante ou péritonéale ;

2° Vient ensuite un épais et puissant manchon musculaire, formé par une couche de fibres circulaires externes et par plusieurs assises de faisceaux longitudinaux internes. Entre les deux couches musculaires, on constate la présence de quelques fibres obliques. La couche longitudinale interne forme, autour du canal, un anneau complet et comprend de quatre à sept assises. Le nombre de ces assises varie cependant suivant les régions ;

3° La tunique propre ou membrane basilaire est très mince et supporte l'épithélium chitinogène ;

4° L'épithélium chitinogène est formé par une simple assise de cellules cylindriques, à gros noyau central. Le cytoplasme est granuleux vers la base et fibrillaire du côté interne. Dans cette région, en effet, les parois des cellules deviennent indistinctes et on a toutes les transitions entre le contenu cellulaire et la membrane chitineuse. Ce qui prouve que *l'intima n'est pas un produit de sécrétion*, *mais bien une différenciation du bord interne des cellules* ;

Enfin 5°, tout à fait vers l'intérieur, on trouve un manchon chitineux entourant le lumen central du conduit. Il est régulier et ne présente, dans cette région, aucune protubé-

rance interne (soies, piquants ou poils). Si l'on plonge le tube dans une dissolution chaude de potasse caustique, les divers tissus se désagrègent et on ne conserve que le manchon chitineux.

Une coupe, faite à l'extrémité postérieure du *conduit éjaculateur* (portion située dans l'axe du pénis) présente, chez le *Dorcus*, quelques modifications à la description précédente (Voy. Pl. XXIV, fig. 12). La membrane musculaire est mince et l'assise chitinogène est formée par des cellules aplaties. D'autre part, *l'intima chitineuse* interne est épaisse, hyaline, transparente et hérissée de nombreuses soies, à base élargie et à extrémité libre très effilée.

CHAPITRE IV

ORGANES GÉNITAUX MALES DES CHRYSOMELIDÆ (1) ET DES CURCULIONIDÆ

Les organes reproducteurs mâles des *Chrysomelidæ* (Voy. Pl. XXIV, fig. 9, et Pl. XXV, fig. 3 et 9) sont remarquables par leur extrême simplicité. Par la forme et la structure des testicules, ils se rapprochent de ceux des Scarabéides et des Lucanides, mais ils en diffèrent par l'atrophie des canaux déférents et la forme très réduite des glandes annexes. Pourtant, la présence d'un renflement au conduit éjaculateur permet cependant de placer l'appareil générateur des Chrysomèles à côté de celui des Lucanes.

Les *glandes génitales* mâles des Chrysomèles présentent les plus grandes analogies de formes avec celles des Oreines.

Comme chez ces dernières espèces, on trouve des testicules formés par un grand nombre de canalicules ou ampoules spermatiques, deux glandes annexes tubuleuses et un conduit éjaculateur pourvu d'une dilatation due aux épaississements de ses parois (V. Pl. XXV, fig. 9).

(1) Pour de plus amples détails, voyez notre mémoire : *Recherches anatomiques et histologiques des organes génitaux mâles des Chrysomelidæ* (Journal de l'anatomie et de la physiologie, t. XXXV, juillet-août 1899).

Les *testicules* de la *Chrysomela cerealis* L., au nombre de deux paires, sont disposés symétriquement de part et d'autre de l'intestin terminal. Ils sont, de chaque côté, contigus l'un à l'autre et se présentent sous une forme aplatie, discoïdale et à contours nettement circulaires. Leur face supérieure est plane et l'inférieure légèrement concave. Chaque glande est formée d'une série d'*ampoules spermatiques* allongées, à région externe élargie et hémisphérique, tandis que l'interne est à peu près cylindrique et va s'ouvrir dans la portion initiale dilatée du canal déférent. Ces ampoules, généralement disposées suivant une rangée unique, sont, pour chaque testicule, au nombre de vingt à trente environ.

Les testicules de l'*Oreina* sont assez volumineux et remplissent, à l'époque des fonctions génésiques, la presque totalité de la cavité abdominale. Ils sont situés vers la face dorsale de cette partie du corps, se touchent presque par leur bord interne et ne laissent entre eux qu'un étroit espace livrant passage à la partie terminale du tube digestif.

Chaque *testicule*, aplati et à contour circulaire, a un diamètre compris entre 2 et 3 millimètres. Il est recouvert par une très mince membrane et maintenu en place par de nombreux filaments trachéens qui envoient de fines ramifications jusque dans l'intérieur des ampoules spermatiques. L'ensemble de l'organe, par sa forme circulaire, à faces supérieure et inférieure légèrement bombées, présente assez exactement l'apparence d'une nummulite. Les ampoules spermatiques, constituant chaque glande, sont fort nombreuses. Elles vont s'ouvrir dans un réservoir situé à la face inférieure et duquel part le canal déférent. C'est dans les diverses ampoules, principalement vers leur *région cæcale*, que prennent naissance et se développent les spermatozoïdes.

Les *canaux déférents* des Chrysomèles sont assez courts et prennent naissance au milieu de la face interne des testicules. Leur extrémité distale est élargie et reçoit les parties ter-

minales des capsules spermatiques. Après sa sortie du testicule, le canal diminue de diamètre, prend une forme à peu près cylindrique et ne tarde pas à s'unir à son congénère pour former, de chaque côté, le canal déférent impair. Ce dernier, de couleur blanchâtre, est étroit, peu sinueux et se dilate légèrement vers sa partie terminale, constituant ainsi une sorte de *réservoir séminal*.

Chez les Oreines, les canaux déférents sont également courts et peu sinueux, sauf à leur origine où ils décrivent quelques circonvolutions. Chacun d'eux naît de la dilatation ampuliforme située au-dessous des testicules, dilatation qu'on peut considérer comme la portion initiale, très élargie, du canal déférent (Voy. Pl. XXIV, fig. 9). Les deux conduits primitifs s'unissent ensuite et forment le canal déférent impair. Ce dernier, régulièrement cylindrique, ne tarde pas à se dilater à son tour en formant une petite ampoule, au-dessous de laquelle vient déboucher la glande accessoire.

Les *glandes accessoires* des Chrysomèles et des Oreines sont paires et constituées par deux tubes sinueux, blanchâtres, à parois transparentes et plissées. Elles conservent, pendant tout leur trajet, à peu près le même diamètre et vont se fusionner avec le canal déférent, dans la région ovoïde que nous venons de signaler (Voy. Pl. XXV, fig. 3 et 9).

La seconde partie du canal déférent a une structure histologique qui ne diffère pas sensiblement de la première. Une section transversale nous montre la succession des couches suivantes : 1° une membrane recouvrante externe (*membrane péritonéale*) très mince ; 2° une assise musculaire composée surtout de faisceaux circulaires et de quelques fibres longitudinales, et enfin 3° un épithélium interne constitué par des cellules aplaties, reposant sur une membrane basilaire très ténue. Le canal se dirige ensuite en arrière pour s'unir avec celui du côté opposé et former ainsi le *conduit éjaculateur*.

Ce dernier présente, à lui seul, une longueur double de

celle des canaux déférents réunis. C'est un tube impair et formant deux courbures principales. La première partie est mince et filiforme, tandis que la seconde, recourbée en arc, a un diamètre triple du diamètre primitif. Cet accroissement dans les dimensions du conduit éjaculateur n'est nullement dû à la dilatation de sa lumière centrale, mais bien à l'épaisseur de ses parois. Ces dernières sont, en effet, très puissantes et constituées presque entièrement par de nombreux faisceaux musculaires superposés et dirigés circulairement. Le conduit se rétrécit peu à peu vers sa région postérieure, revient à ses dimensions primitives et pénètre enfin dans l'axe de l'armure génitale, constituant ainsi un tube étroit qu'on pourrait dénommer la *verge*.

Le conduit éjaculateur de l'*Oreina* affecte à peu près les mêmes caractères que celui de l'espèce précédente. Il en diffère cependant par la présence d'un plus grand nombre de sinuosités et par une moindre dilatation de sa région médiane.

L'*armure génitale* mâle des Chrysomèles est assez simple et présente à peu près la même disposition que celle des *Oreina* et des *Lina*. Elle ne comprend que deux pièces principales : la *tige* ou lamelle basilaire et le *pénis*. La première de ces pièces est constituée par une lamelle grêle, bifide et dont les deux branches, situées au-dessous de l'étui pénial, sont dirigées en avant. Le sommet, légèrement élargi et émoussé, passe au-dessus de l'extrémité postérieure de l'étui pénial. De nombreux muscles, attachés aux tigelles latérales, servent à maintenir la pièce dans une position fixe et à la rattacher à la face inférieure du pénis. Ce dernier est constitué par un tube à peu près cylindrique, recourbé dans un plan vertical et présentant, à son extrémité postérieure, une échancrure ovoïde, en avant de laquelle existe l'orifice génital mâle.

Chez les Oreines, la lamelle triangulaire (Voy. Pl. XXIV, fig. 9) est constituée par une tigelle bifide, située au-dessous de l'armure, puis passant au-dessus pour former une lamelle

transverse placée à la face postéro-supérieure de la gaine. Le *pénis* est un tube chitineux, presque cylindrique et à face supérieure convexe et légèrement aplatie.

Histologie (Voy. Pl. XXV, fig. 8). — Les parties de l'appareil génital mâle des *Chrysomelidæ* les plus intéressantes à étudier au point de vue histologique sont : les *testicules*, les *canaux déférents* et le *conduit éjaculateur*.

Testicules. — Une section faite dans les *testicules* perpendiculairement au canal déférent ou bien parallèlement aux deux faces supérieure et inférieure, nous montre la disposition des ampoules ou utricules spermatiques et vient confirmer, une fois de plus, les résultats fournis par la dissection fine. Les diverses *capsules spermatiques* dont se compose chaque testicule nous apparaissent alors disposées radialement et allant converger vers la région centrale de l'organe, à l'extrémité dilatée du canal déférent (*Chrysomela*).

Chaque glande est entourée par une membrane ou tunique péritonéale externe, peu épaisse et constituée par quelques fibrilles circulaires et, à l'intérieur, par des fibres conjonctives, présentant çà et là des lacunes donnant à la membrane, dans certaines régions, une apparence réticulée. De distance en distance, on rencontre la section de quelque tube trachéen. Les *ampoules spermatiques* sont nettement séparées les unes des autres par de très minces cloisons. Certaines sont contiguës; d'autres, au contraire, sont séparées par une lacune longitudinale plus ou moins large. Leur extrémité externe est élargie et convexe, tandis que l'interne, s'ouvrant dans le réservoir central, est amincie et cylindrique. Les unes affectent la forme d'un cône à sommet tronqué et d'autres celle d'une massue. Leur cavité interne est remplie d'innombrables faisceaux de spermatozoïdes, dont certains se présentent de profil et apparaissent sous forme de touffes filamenteuses, tandis que d'autres, coupés transversalement, se montrent sous l'apparence de petites masses granuleuses, ovales ou rectangulaires.

Le *canal déférent* est, de même, rempli à son origine de spermatozoïdes isolés et disposés en tous sens. Indépendamment des éléments fécondateurs, il renferme encore un liquide séminal hyalin et transparent.

Les parois du conduit sont recouvertes intérieurement d'un épithélium constitué par une assisse unique de cellules cubiques ou aplaties, contenant un gros noyau central granuleux.

La structure histologique du canal déférent varie au fur et à mesure qu'il s'éloigne du testicule. C'est ainsi qu'à un millimètre environ de son point d'origine, l'épithélium se modifie sensiblement et se compose de cellules cylindriques, allongées et à noyau ovale localisé principalement vers la moitié externe de l'élément. Le contenu cellulaire est clair à la face interne, tandis qu'il présente de nombreuses granulations dans la région périnucléaire.

Le *conduit éjaculateur* des *Chrysomela* (Voy. Pl. XXV, fig. 8) présente à peu près la même structure histologique sur tout son parcours, et la partie élargie n'est due uniquement qu'à l'accroissement d'épaisseur des parois du tube. Une section, faite dans la région dilatée, nous présente à considérer : 1° une membrane recouvrante externe ou tunique péritonéale, très mince ; 2° une couche musculaire circulaire formée par un nombre très variable (quatre à sept) d'assises directement superposées. Les divers faisceaux annulaires présentent nettement des striations transversales, ainsi que des noyaux de distance en distance ; 3° une assise composée de muscles longitudinaux ; 4° vient ensuite l'*assise épithéliale*, reposant sur une très mince membrane basilaire, hyaline et transparente (Voy. Pl. XXV, fig. 8).

La région externe de chaque cellule contient un cytoplasme granuleux, tandis que l'interne, en rapport avec l'*intima chitineuse*, est surtout de nature fibrillaire et présente des striations. Cette disposition est également très caractéristique chez les Lucanides. Les parois latérales cellulaires sont assez apparentes et l'ensemble de l'assise

a un aspect régulier. On voit cependant parfois, de distance en distance, la couche épithéliale se séparer de la membrane basilaire sous-jacente.

Les noyaux cellulaires sont ovales, allongés, granuleux et placés dans la région médiane; quelques-uns sont cependant localisés sur les parois latérales. C'est la région interne des cellules qui produit l'*intima chitineuse*. Cette dernière a une épaisseur moindre que celle de l'assise *épithéliale chitinogène*, plus externe, qui lui a donné naissance.

Elle est à peu près régulière, annulaire et limite un lumen central fort étroit. On n'observe, sur le pourtour interne de l'*intima*, ni striations, ni pointes, ni piquants chitineux comme vers l'extrémité postérieure (région anale). En *résumé*, le caractère le plus saillant à signaler pour le conduit éjaculateur consiste dans l'épaisseur et la puissance de la musculature et dans la structure et la forme de l'*assise épithéliale chitinogène* (1).

Famille des Curculionidæ. — Nous n'avons étudié qu'un très petit nombre d'espèces appartenant à la nombreuse et importante famille des Curculionides. Ces espèces sont : l'*Apoderus coryli* L. de la tribu des Attelabiens; le *Cleonus sulcirostris* L., le *Cleonus marmoratus* Fabr. et le *Lepyrus palustris* L. (ou *Lepyrus colon* Fabr.) de la tribu des Cléoniens et enfin, parmi les Erirhiniens, le *Lixus anguineus* L. et l'*Erirhinus festucæ* (Voy. Pl. XXV, fig. 2, 4 et 5).

L. Dufour s'est occupé, d'une façon très sommaire, des glandes génitales des Charançonites. Dans l'*Apoderus* on trouve, dit-il, deux sachets spermatiques orbiculaires, contigus et enduits d'une mucosité jaunâtre. Chacun des testicules du *Lixus* se compose de deux capsules spermatiques orbiculaires, ombiliquées, marquées en dessus de traits rayonnants, où la loupe découvre de fines ramifications trachéennes qui y sont comme enfoncées.

(1) Voy. notre note : *Étude des glandes génératrices mâles de quelques Chrysomélides* (Bull. Muséum Hist. nat., n° 6, p. 182, 1899).

Les *testicules* de l'*Erirhinus* sont constitués par deux paires de petits massifs discoïdaux, aplatis et mesurant à peine de $1^{mm},3$ à $1^{mm},5$ de diamètre (Voy. Pl. XXV, fig. 2). Ils sont enveloppés d'une très mince membrane et parcourus par de nombreux faisceaux de filaments trachéens. Chacun d'eux est formé par une série d'utricules séminales, allant converger vers la cavité centrale de l'organe. Les diverses ampoules ont la forme de petites massues à extrémité distale arrondie et à partie proximale amincie et débouchant directement dans le réservoir central. Cette structure anatomique est constante chez tous les Curculionides et se rapproche de la disposition que nous avons décrite chez les Scarabéides, les Lucanides, les Chrysomélides, etc.

Chez le *Lixus*, l'*Apoderus*, le *Lepyrus*, etc..., les testicules, au nombre de deux paires, sont aplatis, lenticulaires et se touchent par leur face interne (Voy. Pl. XXV, fig. 4 et 5). Ils sont maintenus dans une position fixe par de nombreuses ramifications trachéennes. De la face inférieure de chaque glande partent deux fins canalicules excréteurs, très courts (*Lepyrus*, *Lixus*, *Apoderus*, etc...), qui se fusionnent pour constituer le canal déférent. Chaque testicule comprend de nombreuses ampoules spermatiques, disposées radialement et convergeant vers la région centrale de l'organe. C'est surtout vers l'extrémité externe dilatée de chaque ampoule que s'effectue la spermatogenèse.

Le *canal déférent* de chaque testicule est, chez l'*Erirhinus*, très court, droit, cylindrique et va déboucher à l'extrémité d'un second tube, aplati et rectangulaire, jouant le rôle de *vésicule séminale*. La disposition des deux paires de testicules est symétrique par rapport au plan médian du corps de l'Insecte.

Les *vésicules séminales* font directement suite aux canaux déférents et sont formées par deux tubes aplatis, courts, à direction antéro-postérieure et à parois minces et transparentes (Voy. Pl. XXV, fig. 2). Elles reçoivent, à leur face supérieure, les deux glandes annexes qui vont s'ouvrir en

deux points contigus. En arrière du point d'embouchure de ces glandes et tout à fait à la région postérieure du réceptacle séminal, se trouve un massif ovoïde, hyalin, mamelonné et mûriforme, formé par une série de cæcums très courts, jouant sans nul doute un rôle glandulaire et sécrétant un liquide filant et muqueux.

Les *glandes annexes* ou glandes accessoires sont au nombre de deux paires et se présentent sous la forme de deux longs tubes cylindriques, sinueux et à contenu blanchâtre. Les deux glandes ont à peu près le même diamètre, mais l'une d'elles, la droite, est beaucoup moins allongée et moins sinueuse que la gauche. Celle-ci décrit de nombreuses circonvolutions, parfois groupées en peloton, et remplit la presque totalité de l'espace situé au-dessous de l'intestin moyen. Elle affecte, en outre, un caractère que nous n'avons rencontré encore nulle part chez les autres Coléoptères, c'est de donner naissance à certaines ramifications, dont les unes sont courtes, en forme de tubercules latéraux, et les autres plus ou moins allongées. La glande droite est également cylindrique, sinueuse et terminée en cæcum à son extrémité libre.

Un peu en arrière du renflement mûriforme dont nous avons déjà parlé, le canal déférent se continue sur une longueur de 1 millimètre à 1 millimètre et demi environ et s'unit ensuite à son voisin pour former le *conduit éjaculateur*.

Ce dernier, blanchâtre et transparent, a son diamètre un peu supérieur à celui des portions terminales des canaux déférents. Il décrit deux courbes et pénètre ensuite dans l'axe du pénis chitineux, constituant ainsi la *verge*.

L'*appareil copulateur* de l'*Erirhinus* est très simple et ne comprend que deux pièces principales : les valves, sortes de tigelles chitineuses disposées latéralement, et le pénis formé par une lamelle simple, brunâtre, chitineuse et recourbée en forme de cornet. Il présente une fente à sa face supérieure et comprend, dans sa région centrale, une masse muscu-

laire contenant suivant son axe l'extrémité terminale du conduit éjaculateur ou verge.

CHAPITRE V

GLANDES GÉNITALES MALES DES CERAMBYCIDÆ OU LONGICORNES

Les glandes génitales mâles des Longicornes sont encore fort peu connues et les courtes descriptions de L. Dufour sont incomplètes et manquent parfois d'exactitude, surtout en ce qui concerne la structure des testicules et celle des conduits éjaculateurs. Les testicules, dans cette famille, dit-il, sont constitués par des capsules ou sachets spermatiques distincts, pédicellés, assez gros, dont le nombre varie suivant les genres.

« Dans le *Prionus coriarius*, il y a dix sachets pour chaque testicule. Ils sont orbiculaires, ombiliqués et leurs pédicelles ou conduits propres ne s'implantent pas en un même point pour la formation du canal déférent. Le conduit éjaculateur est long, flexueux : il traverse la masse calloso-musculeuse qui revêt la base de l'armure copulatrice, puis il forme en dehors une anse flottante, et rentre de nouveau dans l'armure.

« Chacun des testicules du *Cerambyx moschatus* n'a qu'une paire de sachets spermatiques, multilobés et comme fasciculés. Les organes sécréteurs du sperme, dans le *Hamaticherus cerdo*, se composent chacun de deux sachets orbiculaires, ombiliqués, simples, pédicellés et assez gros. Le canal déférent est renflé jusqu'à l'insertion des vésicules séminales, etc... »

Ainsi qu'on va le voir dans le cours de ce chapitre, notre description diffère en beaucoup de points de celle de Dufour. De plus, la conformation morphologique des *testicules* permet de rapprocher ces organes de ceux des Scarabéides et de placer les Longicornes dans le groupe des *Coléoptères à*

testicules multiples et fasciculés. Pourtant, la forme et la disposition des ampoules ou utricules spermatiques sont un peu différentes de ce que nous avons vu jusqu'à présent.

Nous avons, dans la grande famille des Longicornes, étudié une trentaine d'espèces appartenant aux tribus suivantes : *Cerambycinæ*, *Lepturinæ*, *Lamiinæ*, *Ergatinæ* (1), etc.

Bien que nous ayons placé les Longicornes parmi les Coléoptères *à testicules fasciculés*, la structure de leurs glandes génitales diffère pourtant de celle des espèces étudiées jusqu'à présent. Chez les Scarabéides, les Lucanides, etc., les *ampoules spermatiques* sont tubuleuses ou tronconiques, tandis que, chez les Longicornes, elles sont lamelleuses et disposées en feuillets. D'autre part, leurs glandes annexes sont toujours paires, ovoïdes (*Lepturinæ*), cylindriques, tubuleuses, simples (*Cerambycinæ*) ou ramifiées (*Lamiinæ*). Ajoutons encore que ces organes paraissent être plutôt des évaginations des canaux déférents ou des vésicules séminales que des appendices du conduit éjaculateur. On pourrait donc les désigner sous le nom de mésadénies, si on considérait leur origine.

Tribu des Lepturinæ. — Les glandes génitales mâles de la *Leptura testacea* diffèrent de celles des Cérambyciens par la forme des testicules, la réduction des canaux déférents, l'atrophie des glandes accessoires et le grand développement que prend le conduit éjaculateur (Voy. Pl. XXVI, fig. 1 et 2).

Les *testicules*, au nombre de deux paires, sont constitués par un grand nombre de follicules spermatiques, amincis du côté interne et élargis extérieurement. Ces diverses ampoules, disposées radialement, vont toutes s'ouvrir dans un réservoir central, sphérique, d'où part le canal déférent. Ce dernier est mince, cylindrique, court et peu sinueux. Il

(1) Pour la première de ces tribus, voyez notre Mémoire: *Recherches sur les organes génitaux mâles de quelques Cerambycidæ* (Annales de la Soc. entomol. de France, vol. LXVIII, p. 508-516, 1 Pl., 1899).

se réunit à son congénère pour former un large conduit jouant le rôle de vésicule (*réceptacle*) séminale (Voy. Pl. XXVI, fig. 2).

Le diamètre des *vésicules séminales* est bien supérieur à celui des canalicules déférents. Elles se rapprochent peu à peu à leur extrémité postérieure et se fusionnent enfin pour constituer le conduit éjaculateur qui présente, à son origine, une légère dilatation cordiforme.

C'est tout près du point de fusion de l'extrémité terminale rétrécie des vésicules séminales que viennent déboucher les *glandes accessoires*, qui présentent une atrophie manifeste et rappellent celles des *Timarcha*. Ces organes sont très réduits et constitués par deux petites vésicules ovoïdes, renflées vers leur extrémité distale et allant en s'amincissant peu à peu du côté interne, pour se terminer par un tube court et cylindrique (Voy. Pl. XXVI, fig. 1).

Le *conduit éjaculateur* comprend deux parties très nettes : l'une antérieure, formée par un tube étroit, cylindrique, et l'autre, qui débute par un bourrelet ovoïde et musculaire à la suite duquel vient un tube à parois épaisses, constituées par des fibres musculaires. Intérieurement est une membrane chitineuse (*intima*) qui supporte, vers la région terminale du conduit, de nombreuses rangées de dents ou pointes cornées. Enfin, la portion du conduit qui pénètre dans l'axe de l'appareil copulateur est beaucoup plus large que la précédente et est maintenue dans une position fixe par de nombreuses fibres musculaires. La longueur totale du conduit éjaculateur atteint, chez la *Leptura*, de 15 à 18 millimètres.

Chez les autres *Lepturinæ*, les testicules et les canaux déférents présentent à peu près la même disposition morphologique que dans l'espèce précédente. Partout, les conduits éjaculateurs sont longs et flexueux. Les glandes accessoires sont généralement courtes et ovoïdes (*Strangalia*, *Leptura*, etc.). Parfois aussi (*Judolia*), elles sont tubuleuses, régulières et se rapprochent, par leurs

formes, de celles des Chrysomèles (Voy. Pl. XXVI, fig. 3).

Tribu des Cerambycinæ (Voy. Pl. XXV, fig. 6, 7 et 10). — Les *testicules* du *Cerambyx cerdo* L. sont au nombre de deux paires disposées symétriquement par rapport au plan médian du corps de l'animal. Chaque glande présente une forme sphérique et mesure de 1 millimètre et demi à 2 millimètres environ de diamètre (Voy. Pl. XXV, fig. 10). Le pôle antérieur est aplati et présente une faible ombilication qui se continue par une petite cavité prolongée jusque près de l'orifice du canal déférent. C'est par le pôle opposé que s'échappe ce dernier conduit qui prend son origine par une extrémité dilatée, située à peu près au centre de la glande. La surface externe de chaque testicule présente de nombreuses striations longitudinales dirigées suivant des méridiennes, c'est-à-dire allant de l'ombilication supérieure au point de sortie du canalicule déférent.

Ces striations correspondent aux lignes de séparation des *ampoules spermatiques* lamelleuses et en forme d'onglets sphériques. Chacune de ces ampoules peut facilement se détacher et renferme de nombreux spermatozoïdes, allongés, isolés ou groupés en faisceaux.

L'intérieur de la glande présente une cavité provenant d'une dilatation tronconique de l'extrémité initiale du *canalicule déférent*. Ce dernier commence par une partie évasée et infundibuliforme. Il devient ensuite uniformément cylindrique, sort de la glande par un orifice circulaire et se continue, sur un parcours de 3 à 4 millimètres, avant de s'unir à son congénère. Le canal qui résulte de cette fusion s'élargit brusquement et constitue la *vésicule séminale*. Celle-ci est un tube cylindrique, large, peu sinueux et dirigé en arrière. Arrivé dans la région postérieure de sa course, ce tube reçoit un conduit très court provenant de la glande accessoire. Il diminue ensuite peu à peu de diamètre et ne tarde pas à se fusionner avec son homologue du côté opposé pour former le *conduit éjaculateur*.

Les *glandes accessoires* sont paires, recourbées en forme de double crochet et vont s'ouvrir vers l'extrémité postérieure de la vésicule séminale, par l'intermédiaire d'un très court conduit vecteur. Ce dernier, long de 1 millimètre à peine, se termine par une portion étroite, débouchant à angle aigu à l'extrémité postérieure du canal déférent. Son origine, à partir des glandes annexes, est large et presque tronconique. D'autre part, on peut considérer chacune des glandes annexes comme étant impaire et bifide. Dans ce cas, le court canal que nous venons de décrire ne serait que la portion terminale de chaque glande et se bifurquerait ensuite pour donner deux rameaux, à direction opposée et à extrémités recourbées en forme de crosse. Cette façon de considérer les *glandes annexes* des *Cerambycinæ* comme impaires de chaque côté est d'autant plus plausible que la partie initiale du conduit vecteur a la même structure histologique que le reste de l'organe. D'autre part, si on était tenté de considérer chaque glande annexe comme double et formée de deux tubes recourbés, allant déboucher à l'extrémité d'un canal excréteur commun, on retrouverait, au point de convergence, un reste de cloison qui indiquerait nettement la nature paire de l'organe. Or, il n'existe rien de pareil.

Quelle que soit l'hypothèse à laquelle on s'arrête, on doit considérer chaque glande annexe des *Cerambyx* (Voy. Pl. XXV, fig. 10) comme formée d'une partie impaire, courte et conique, bifurquée à son extrémité et s'ouvrant directement vers la région postérieure du canal déférent.

Chaque branche est à peu près régulièrement cylindrique sur tout son parcours, sauf vers son extrémité libre qui est amincie en forme de crochet ou de cornes de bêlier. Les parois de l'organe sont minces, transparentes et laissent voir un contenu interne compact, hyalin et de couleur blanchâtre. La direction de chaque rameau est des plus variables : tantôt elle a lieu dans le sens antéro-postérieur, tantôt, au contraire, transversalement.

En résumé, on doit admettre que l'appareil génital mâle des *Cerambyx* ne possède, de chaque côté, qu'une seule glande, comprenant une partie inférieure impaire, très courte, de forme tronconique, et une partie antérieure paire, de beaucoup la plus importante et jouant, à elle seule, le rôle d'organe sécréteur. Ce dernier, de forme tout à fait caractéristique, est donc constitué par deux appendices cylindriques à extrémités amincies et recourbées.

Le *conduit éjaculateur* est formé par la fusion de l'extrémité inférieure des canaux déférents. Il débute par une partie cylindrique, courte et étroite, qui se continue par une région renflée, à parois musculaires très épaisses et étroitement appliquées contre l'extrémité antérieure de l'armure génitale dont on peut cependant la détacher. Le tube décrit ensuite une grande courbe ou anse sinueuse, tout en conservant la même épaisseur de ses parois. Il revient ensuite en avant, pénètre à la face inférieure de l'appareil copulateur dont il suit la région axiale et débouche à son extrémité postérieure. C'est à peu près au moment de la pénétration du canal dans l'appareil copulateur que ses parois s'amincissent et qu'il prend ensuite une dilatation vésiculiforme. La longueur totale du conduit éjaculateur dépasse, chez le Cerambyx, 2 centimètres.

L'*appareil copulateur* comprend deux pièces principales : le pénis et la plaque basale. Cette dernière provient de la fusion des deux valves latérales. Le pénis a la forme d'une lamelle recourbée, émettant en avant deux tigelles ou cornes soutenues latéralement par deux arcs-boutants également chitineux et qui se soudent en arrière en forme de fer de lance.

Les valves (plaque basilaire) sont constituées par deux tigelles soudées en une lamelle située à la face supérieure de l'extrémité de l'armure génitale. Cette plaque, cornée et convexe, se continue par deux prolongements à bords mousses et recouverts de soies chitineuses.

Les *testicules* des autres Cérambyciens présentent une

structure à peu près identique à celle que nous venons de décrire dans l'espèce précédente. Ainsi, chez le *Cerambyx scopolii*, chaque lobe testiculaire est entouré par une mince membrane commune et les diverses ampoules spermatiques, au nombre de cent à cent vingt sur une coupe axiale, vont toutes converger dans le réservoir collecteur central (Voy. Pl. XXV, fig. 7).

Une étude anatomique et histologique plus complète des glandes génitales mâles des Longicornes devant être faite ultérieurement, nous n'allons aujourd'hui que décrire la structure histologique des *canaux déférents* des nymphes de *Prionus* (Voy. Pl. XXV, fig. 6). Cette structure varie suivant qu'on examine le canal peu après sa sortie du testicule, ou bien au commencement de sa dilatation, c'est-à-dire à l'origine de la vésicule séminale. Dans le premier cas, le lumen est très étroit, allongé, et, dans le second, il est plus large, cylindrique et renferme un contenu hyalin et glaireux. L'épithélium, dans les deux régions, est constitué par des cellules cylindriques.

Dans la section représentée par la figure 6, planche XXV, on trouve extérieurement une mince membrane recouvrante, à fibres circulaires et longitudinales. Vient ensuite une très mince membrane basilaire (tunique propre) supportant l'épithélium interne. Ce dernier est constitué par des cellules allongées, à peu près cylindriques, ou bien tronconiques, à face externe élargie et à région interne un peu amincie. Les bords libres des cellules se touchent parfois ou laissent seulement entre eux un lumen allongé et très étroit. Chaque élément renferme un noyau ovale, plurinucléolé et occupant à peu près la région centrale. Le cytoplasme est hyalin, transparent du côté externe et granuleux dans la région interne. D'autre part, les diverses cellules sont nettement séparées les unes des autres par des cloisons latérales très apparentes.

Tribu des Lamiinæ (Voy. Pl. XXVI, fig. 4, 5, 6). — Nous allons prendre, comme type de notre description, la *Lamia*

textor L. Les glandes génitales mâles des Lamiens diffèrent, par certains caractères, de celles des espèces précédemment étudiées et se rapprochent par la forme, le nombre et la disposition des glomérules testiculaires, de celles des Lucanides. Or, tandis que, chez les Lepturiens, les testicules sont, de chaque côté, formés par deux lobules composés d'un petit nombre d'ampoules spermatiques, chez les *Lamia*, au contraire, on compte, de chaque côté, douze lobules, assez volumineux et rappelant, par leur forme, leur structure et la disposition de leurs follicules ou ampoules, ceux des Cérambyciens. Les glandes annexes diffèrent également par leur longueur, leur forme cylindrique et sinueuse, de celles des Lepturiens qui sont ovoïdes et atrophiées.

Les *testicules* de la *Lamia textor* sont situés de chaque côté de la région abdominale et constitués par douze masses globuleuses. On constate parfois quelque variété quant au nombre et, chez certains types, nous n'avons parfois rencontré que onze lobules à chaque glande. Ces cas sont cependant très rares. Chaque lobule, sphérique ou légèrement aplati, blanchâtre, est entouré par une très mince membrane recouvrante externe. L'intérieur de l'organe est formé par un grand nombre (soixante à soixante-dix) d'ampoules spermatiques dont la partie interne, presque cylindrique, va directement s'ouvrir dans le réceptacle central d'où part le canalicule déférent. L'ensemble des douze lobules forme, pour chaque testicule, un volumineux massif situé sur les bords de la région médio-abdominale, au-dessous des multiples circonvolutions formées par les glandes accessoires et l'intestin moyen. De plus, l'ensemble de l'organe est maintenu en place par des faisceaux de filaments trachéens (Voy. Pl. XXVI, fig. 6).

De la face inférieure de chaque lobule testiculaire part un fin canalicule, grêle, cylindrique et fort sinueux, qui va s'ouvrir à l'extrémité antérieure d'un gros tube (canal déférent) qui joue le rôle de réceptacle séminal. Les divers

canalicules ne débouchent pas en un même point de l'extrémité du canal récepteur, mais bien à une certaine distance les uns des autres. C'est ainsi que, tandis que certains s'ouvrent à la partie antérieure et amincie du tube, d'autres, au contraire, débouchent le long des parois latérales (Voy. Pl. XXVI, fig. 4).

Les *vésicules séminales*, produites par suite d'une dilatation des canaux déférents, sont formées de deux tubes cylindriques, sinueux, à contenu muqueux et blanchâtre, dont la longueur totale dépasse 15 millimètres sur $0^{mm},6$ de diamètre. C'est à leur origine que viennent déboucher les canalicules déférents et c'est par leur extrémité inférieure qu'elles sont en rapport avec les *glandes annexes*.

Ces dernières comprennent, de chaque côté, deux longs tubes sinueux et pelotonnés. Elles se réunissent en un conduit impair, très court, s'ouvrant à l'extrémité postérieure du réceptacle séminal. Au point de vue de leur contenu et de leur structure histologique, ces glandes ne présentent rien de particulier. Grâce à la présence du court tube commun, on peut considérer les glandes annexes comme étant, de part et d'autre, des organes impairs.

Les *canaux éjaculateurs* des *Lamia* prennent naissance un peu en arrière du point d'embouchure des glandes annexes et font suite à une sorte de dilatation vésiculiforme située à l'extrémité postérieure des réceptacles séminaux. Ce sont deux tubes allongés, cylindriques, étroits et sinueux, lesquels, contrairement à ce que nous avons vu jusqu'à présent, sont libres sur la presque totalité de leur parcours.

Cette dualité et cette indépendance des *conduits éjaculateurs*, que l'on rencontre d'une façon très nette chez les Lamiens, est un argument anatomique en faveur de la nature double des parties terminales des glandes génitales mâles des Coléoptères. Jusqu'à présent, nous avons rencontré les canaux fusionnés sur presque tout leur parcours et une crête, plus ou moins accusée, que nous ont montrée des

sections transversales, nous faisait seule présumer leur origine paire (Voy. Pl. XXVI, fig. 6).

La partie antérieure de chaque conduit est libre, tandis que sa région postérieure est enveloppée, avec celle de son congénère, par une membrane commune. Les deux tubes décrivent, dans cette seconde partie de leur trajet, de nombreux tours de spire. Ils sont néanmoins libres l'un et l'autre et peuvent facilement se séparer par des tractions transversales. Chaque conduit éjaculateur pénètre séparément à l'intérieur d'un tube élargi, à parois transparentes, pourvu d'un anneau chitineux à son origine et qui se termine postérieurement par l'appareil copulateur.

En somme, le caractère le plus saillant présenté par les organes génitaux mâles des Lamiens, c'est l'indépendance des conduits éjaculateurs sur la presque totalité de leur parcours.

Chez les Batocères (*Batocera Wallacei*), chaque testicule ne comprend que deux volumineux lobules formés d'une multitude d'ampoules spermatiques ; les glandes annexes sont ramifiées, mais pourvues, de chaque côté, d'un tronc commun terminal, et enfin les conduits éjaculateurs sont très sinueux et absolument indépendants pendant tout leur trajet (Voy. Pl. XXVI, fig. 5).

En *résumé*, les Longicornes possèdent des organes génitaux présentant de grandes analogies avec ceux des Scarabéides et des Lucanides. Les testicules sont constitués par un nombre plus ou moins considérable de glomérules sphériques ou aplatis ; les glandes accessoires sont vésiculeuses et atrophiées chez les Lepturiens et tubuleuses chez la plupart des autres espèces ; enfin, chez les *Lamia*, les *Batocera*, etc..., les conduits éjaculateurs sont nettement séparés et indépendants l'un de l'autre.

RÉSUMÉ

Coléoptères à testicules composés et fascicules.

En *résumé*, nous voyons que les *testicules* et l'appareil génital mâle tout entier des Coléoptères compris dans cette série présentent entre eux un certain nombre d'analogies. De plus, sauf chez les *Cetonia*, le nombre des *glandes annexes* est toujours constant et ne dépasse pas une paire.

Ces glandes sont généralement simples et ne sont bifides ou ramifiées que chez quelques Longicornes (*Cerambycinæ*, *Lamiinæ*).

Les Coléoptères à testicules fasciculés sont pourvus de glandes paires formées chacune d'un nombre plus on moins considérable de *lobules testiculaires* (de deux à douze).

Dans ce groupe, on comprend les familles ou tribus suivantes : *Aphodiinæ*, *Copriinæ*, *Geotrupinæ*, *Melolonthinæ*, *Rutelinæ*, *Lucanidæ*, *Cetoninæ*, *Chrysomelidæ*, *Curculionidæ*, *Longicornes* ou *Cerambycidæ*, etc.

Chez toutes les espèces comprises dans les familles précédentes, les *glomérules* ou *lobules* constituant chaque testicule sont de forme ovoïde, sphérique ou lenticulaire. Ils sont formés d'un nombre considérable (de cinquante à cent quarante) d'ampoules ou *utricules spermatiques*, aplatis, tronconiques ou lamelleux, élargis extérieurement, amincis du côté interne et allant déboucher directement dans un réservoir collecteur central, d'où part le canalicule efférent. Ce dernier va s'ouvrir au sommet du canal déférent proprement dit. Parfois (*Cerambycidæ*, etc.), les divers canalicules s'ouvrent à des hauteurs différentes le long de l'extrémité initiale du canal déférent.

Les *canaux déférents* sont, chez toutes les espèces, pairs, cylindriques, sinueux et parfois pelotonnés. Leur extrémité postérieure se dilate généralement pour former la *vésicule séminale*.

Les *glandes annexes* ou *accessoires* (ectadénies) sont paires, sauf chez les *Cetonia*, souvent pelotonnées, simples, tubuleuses, ramifiées (quelques *Cerambycidæ*) ou parfois même vésiculeuses et atrophiées (la plupart des *Lepturinæ*). Elles vont s'ouvrir à l'extrémité antérieure du *conduit éjaculateur*.

Ce dernier est un tube à peu près régulièrement cylindrique, de longueur variable suivant les espèces et généralement dilaté dans une partie de son parcours. Cette dilatation vésiculeuse est due à l'épaississement des parois et non à l'élargissement du diamètre interne. Chez la plupart des *Lamiinæ*, la forme primitivement paire du canal a persisté et on trouve encore deux conduits parfaitement distincts et séparés sur la presque totalité de leur parcours.

Pour l'*histologie* des diverses parties de l'appareil génital mâle, se rapporter au chapitre III.

DEUXIÈME SÉRIE

Coléoptères à testicules composés et disposés en grappes.

Dans cette série, nous avons rangé les *Coléoptères à testicules affectant la forme de grappes simples ou composées*. Les Insectes dont les glandes génératrices présentent cette disposition anatomique sont compris dans les familles suivantes : Ténébrionides, Silphides, Staphylinides, Hydrophylides, Clérides, Élatérides, Coccinellides, Cantharidides, Téléphorides, etc...

Chez toutes ces espèces, les *testicules* sont pairs, sauf chez les *Melasoma*, etc., et ont la forme de masses ovoïdes ou sphériques, à surface extérieure irrégulière, granuleuse ou mûriforme. Chacun d'eux comprend un grand nombre d'ampoules cylindro-coniques, ovoïdes ou en forme de massue, élargies et arrondies extérieurement, amincies du côté interne et se groupant parfois au nombre de deux ou de

quatre (Clérides, Téléphorides, Coccinellides, etc...) avant de s'ouvrir à l'extrémité antérieure du canal déférent. D'autres fois, elles sont disposées le long d'un conduit central commun (Staphylinides, Hydrophilides) ou constituent une grappe composée (Silphides, Élatérides, etc...)

Nous avons, dans cette série, étudié un grand nombre d'espèces appartenant aux familles ou tribus suivantes :

Famille des Tenebrionidæ : *Tenebrio obscurus* Fabr., *Tenebrio opacus* Duft., *Tenebrio molitor* L., *Pimelia bipunctata* Fabr., *Opatrum sabulosum* L., *Calcar elongatus* Herbst., *Melandria caraboïdes* L., *Pyrochroa coccinea* L., *Phylax littoralis* Muls.

Famille des staphylinidæ : *Staphylinus erythropterus* L., *Staphylinus cæsaræus* Ced., *Ocypus olens* Mull., *Ocypus cyanæus* Payk., *Creophilus maxillosus* L., *Emus hirtus* L., *Quedius lateralis* Grav., *Philonthus nitidus* Fr., *Philonthus albipes* Grav., *Omalium rivulare* Payk., *Pæderus riparius* L., etc...

Famille des Telephoridæ : *Telephorus bicolor* Panz., *Telephorus lividus* L., *Telephorus rusticus* Fabr., *Telephorus fuscus* L., *Drilus flavescens* Fabr.

Famille des Hydrophilidæ : *Hydrophilus piceus* L.

Famille des Silphidæ : *Necrophorus mortuorum* Fabr., *Necrophorus vespillio* L., *Necrophorus vestigator* Hers., *Silpha opaca* L., *Silpha rugosa* L., *Silpha sinuata* Fabr., *Choleva angustata* Fabr.

Famille des Chrysomelidæ (quelques espèces seulement) : *Timarcha coriaria* Fabr., *Timarcha lævigata* L., *Melasoma populi* L., *Melasoma collaris* L.

Famille des Coccinellidæ : *Coccinella variabilis* Illig., *Coccinella septempunctata* Oliv., *Lasia globosa* Schn., *Epilachna argus* Fourcroy, *Idalia bipunctata* L., etc...

Famille des Cantharididæ : *Cantharis vesicatoria* L.

Famille des Cleridæ : *Trichodes alvearius* Fabr., *Trichodes apiarius* L., *Thanasimus formicarius* L., *Corynetes cæruleus* Degeer.

Famille des Elateridæ : *Corymbites latus* Fabr., *Corym-*

bites æneus L., *Corymbites cupreus* Fabr., *Corymbites tessellatus* L., *Melanotus crassicollis* Erichs., *Melanotus rufipes* Herbst., *Agriotes lineatus* L., *Athous niger* L., *Athous villiger* Muls., *Athous hæmorrhoïdalis* Fabr., *Elater pomorum* Herbst., *Elater sanguinolentus* Schr.

CHAPITRE PREMIER

GLANDES GÉNITALES MALES DES TENEBRIONIDÆ ET DES STAPHYLINIDÆ

Famille des Tenebrionidæ. — Les organes reproducteurs mâles de quelques Ténébrionides ont été étudiés par L. Dufour qui a donné une fort bonne description de ceux du *Blaps gigas*.

Les testicules de cette espèce, dit-il, sont ovalo-réniformes. déprimés, assez semblables par leur configuration au rein de l'homme, placés sur les côtés de la cavité abdominale, où ils sont maintenus flottants par des trachées multiples. Ils sont essentiellement formés par l'agglomération d'une quantité innombrable de petites capsules ovoïdes, sessiles, serrées entre elles à peu près comme les grains d'une mûre. Le canal déférent part de l'échancrure du testicule ; il a la longueur de la moitié du corps de l'Insecte, est filiforme, mais se renfle un peu avant de s'aboucher avec la vésicule séminale correspondante. Il se trouve, en cet endroit, intimement adhérent à la paroi inférieure de la naissance du conduit éjaculateur. Il y a deux paires de vésicules séminales (qu'on désigne actuellement sous le nom de glandes annexes) bien distinctes : l'une tubuleuse, grêle, filiforme, très fragile, diversement repliée, ayant, dans son déroulement complet, une fois et demie la longueur du corps. C'est vers le milieu de ces vésicules tubuleuses que se fait l'insertion du canal déférent. L'autre paire de vésicules séminales du Blaps est formée de deux réservoirs conoïdes, divergents, effilés à leur pointe, qui est contournée en spiroïdes. Elles

ont une certaine consistance et renferment un sperme blanc plus compact. Le conduit éjaculateur est filiforme, flexueux, deux fois environ plus long que tout le corps de l'Insecte et rempli d'un sperme très analogue à celui des vésicules conoïdes (1).

Plus tard (1894), K. Escherich a reproduit la description de Dufour et a fait, en outre, une étude histologique des glandes génitales mâles du *Blaps gigas* (2).

Nous avons commencé l'étude de cette *série* par les Ténébrionides à cause de la simplicité de structure que présentent leurs testicules. Ces glandes sont, en effet, constituées de chaque côté d'une simple grappe formée par la réunion de six capsules ovoïdes. Dans les familles suivantes, nous verrons la complication morphologique s'accentuer de plus en plus, la grappe se ramifier et se transformer en grappe composée. Au cours de notre étude, nous pourrons, de même, constater des modifications se produire dans le nombre et la forme des glandes annexes. C'est chez les Ténébrionides, en effet, que nous rencontrons pour la première fois (sauf chez les *Cetonia*), la présence de deux paires de ces organes.

Chez le *Tenebrio obscurus*, les *testicules* sont volumineux et présentent la forme de deux masses discoïdales aplaties, légèrement bombées supérieurement et pourvues d'une petite concavité à leur face intérieure, de laquelle part le canalicule déférent (Voy. Pl. XXVI, fig. 7 et 8). Le massif testiculaire est situé dans la région abdominale postérieure, de chaque côté de l'intestin terminal. Il est constitué, en réalité, par six capsules ou *globules spermatiques*, à bord circulaire, ovoïdes ou à face supérieure aplatie et disposés régulièrement en rosace (Voy. Pl. XXVI, fig. 8). Quand les diverses capsules sont comprimées, elles présentent des contours irréguliers et polygonaux. Parfois certaines d'entre elles se présentent sous une forme tronconique. Chaque glomérule testiculaire est enveloppé par une mince mem-

(1) Voy. les *Annales des Sciences naturelles*, t. VI, 1825, p. 182.
(2) Voy. *Zeitsch. f. Wiss. Zoologie*, t. LVII, 1894, p. 634.

brane formée principalement par des fibrilles circulaires et renferme, dans sa cavité centrale, au moment de la reproduction, d'innombrables faisceaux de spermatozoïdes. La paroi externe de chaque capsule se continue par un canalicule excréteur très court. Et c'est au point de convergence des six canalicules que prend naissance le canal déférent proprement dit (Voy. fig. 8).

Le diamètre transversal d'un testicule est de $2^{mm},4$ et celui de chaque capsule varie de $0^{mm},8$ à $1^{mm},10$.

Le *canal déférent* est cylindrique et peu sinueux dans sa première partie. Il débute par une extrémité élargie, puis diminue progressivement de diamètre, devient presque capillaire, décrit une grande courbe et prend ensuite une direction antérieure. Pendant cette seconde partie de son trajet, il se dilate peu à peu, côtoie le conduit éjaculateur et prend un diamètre à peu près égal à celui de ce dernier. Enfin, il va finalement déboucher sur le bord inféro-externe de l'extrémité terminale de la glande annexe interne correspondante (Voy. Pl. XXVI, fig. 7). Cet orifice est nettement visible quand on écarte les deux grosses glandes externes, après avoir sectionné la base du canal déférent (Voy. Pl. XXVII, fig. 1).

Les *vésicules séminales*, assez volumineuses, sont produites par les dilatations terminales des canaux déférents. Elles sont cylindriques et vont peu à peu en s'élargissant au fur et à mesure qu'elles se rapprochent des glandes annexes ; de plus, leur région postérieure est en partie recouverte par l'origine du conduit éjaculateur (Voy. Pl. XXVI, fig. 7).

K. Escherich et P. Blatter appellent *mésadénies* des évaginations du canal déférent, et *ectadénies* des diverticules du conduit éjaculateur. Bien que cette conception théorique ne se rencontre que très rarement chez les Coléoptères, nous désignerons néanmoins sous le nom de *glandes annexes internes* ou mésadénies les glandes qui vont déboucher à l'extrémité postérieure des canaux déférents, et sous celui de *glandes annexes externes* (ectadénies) celles qui

s'ouvrent directement à l'origine du conduit éjaculateur.

Chez les *Tenebrio*, les *glandes annexes internes* (mésadénies) sont formées de deux tubes blanchâtres, à peu près régulièrement cylindriques, de 12 à 15 millimètres de longueur. Chaque tube débute par une extrémité conique ou hémisphérique, puis se continue en décrivant quelques sinuosités très serrées et groupées en un peloton situé en avant et un peu au-dessus du massif testiculaire. Le tube devient ensuite plus régulier et moins sinueux ; il passe au-dessous des glandes externes et va finalement déboucher à l'extrémité postérieure du canal déférent correspondant. Les parois glandulaires sont minces, transparentes et formées par une membrane à fibres circulaires et longitudinales.

Les *glandes annexes externes* (ectadénies) sont paires et constituées par deux appendices courts, larges, recourbés et réniformes. Elles se continuent avec l'origine dilatée du conduit éjaculateur. Leur extrémité antérieure est mince ou légèrement arrondie et leur contour externe est à peu près semi-circulaire, tandis que leur rebord interne est concave et présente quelques plissements radiaux (Voy. Pl. XXVI, fig. 7 et 8). Leurs parois sont épaisses, musculaires et de couleur d'un blanc mat. Le contenu de la cavité glandulaire est épais, compact, blanchâtre et d'apparence gélatineuse.

Le *conduit éjaculateur* est un tube large, cylindrique et peu sinueux à son origine. Il se dirige tout d'abord en arrière et, arrivé à peu de distance de l'armure, se rétrécit brusquement, devient filiforme et décrit deux ou trois sinuosités (Voy. Pl. XXVII, fig. 1).

Il pénètre ensuite dans l'axe de l'armure génitale où il constitue la verge. Les parois du tube sont musculaires, très épaisses et pourvues d'une lumière fort étroite. La figure 1, planche XXVII, fera comprendre, mieux que toute description, les modes de connexion du conduit éjaculateur et des glandes annexes.

L'*armure génitale* des *Tenebrio* est très simple et ne comprend que deux pièces principales : 1° une tigelle triangu-

laire dont le sommet est dirigé en arrière et dont les branches (*valves*) divergent en avant, et enfin 2° un étui chitineux, cylindrique, à face supérieure convexe et présentant une fente longitudinale inférieure. Il se termine, en arrière, par deux branches courtes, en forme de palettes, jouant le rôle de pinces à bords mousses et entre lesquelles s'ouvre le conduit éjaculateur. La portion de ce dernier canal, située dans l'axe du pénis, est droite, mince et filiforme (Voy. Pl. XXVI, fig. 7).

Les glandes génitales mâles des autres Ténébrionides présentent à peu près la même disposition anatomique et la même structure que celles du *Tenebrio obscurus* et du *Tenebrio molitor*. Chez l'*Opatrum sabulosum*, les *testicules* sont constitués par deux masses blanchâtres, aplaties, discoïdales, à bords circulaires et comprennent *six* ampoules ou capsules séminifères. Ces dernières sont ovoïdes et pourvues d'un canalicule excréteur très court débouchant à l'origine du canal déférent.

Les *canaux déférents* comprennent deux tubes cylindriques, peu sinueux et élargis à leur extrémité postérieure pour constituer les vésicules séminales.

Les *glandes annexes* sont au nombre de deux paires. Les externes (*ectadénies*) débouchent directement aux extrémités antéro-latérales du conduit éjaculateur. Les internes (*mésadénies*) vont s'ouvrir à la partie terminale des réceptacles séminaux.

Le *conduit éjaculateur* est à peu près cylindrique et peu contourné.

Famille des Staphylinidæ. — L. Dufour, dans ses recherches sur les organes génitaux mâles des Brachélytres, a complètement méconnu la structure des testicules et la disposition des glandes annexes de ces Insectes.

« Les sachets testiculaires du Staphylin, dit-il, sont oblongs, légèrement courbés, déprimés, festonnés au bord interne qui est concave; ils présentent extérieurement une ligne médiane enfoncée et des raies transversales parallèles,

qui sembleraient annoncer une texture interne celluleuse, que je n'ai point constatée par l'observation, car, en déchirant avec soin ces sachets, je n'ai su y reconnaître qu'une pulpe séminale homogène et je me suis bien convaincu qu'il n'y a aucun vestige de vaisseau spermatique. Le canal déférent est presque capillaire, bien plus court que le testicule, et inséré au bout postérieur de cet organe. Les principales vésicules séminales sont courtes et ovoïdes. Les autres, plus longues et moins renflées, s'abouchent en dessous et vers le point de réunion des vésicules principales. Le conduit éjaculateur est très long et l'armure du pénis oblongue et comme étranglée dans son milieu. »

Les glandes génitales mâles des Staphylinides présentent, par la disposition des testicules, de nombreux rapports avec celles des Silphides et autres familles voisines, avec cette différence toutefois que les glandes annexes sont tout à fait rudimentaires (Voy. Pl. XXVII, fig. 2, 3, 4, 5).

Les testicules de l'*Ocypus olens* sont pairs, allongés, d'apparence cylindrique, à contours peu sinueux et à concavité interne. Leur longueur atteint 8 à 9 millimètres sur 1 millimètre et demi de large. Ils sont situés sur les côtés externes de la région médio-abdominale et séparés par les circonvolutions de l'intestin moyen. La face supéro-interne de chaque glande est aplatie et présente un sillon dans lequel est encastrée l'extrémité antérieure du canal déférent qui, dans cette région, doit jouer le rôle de vésicule ou réceptacle séminal (Voy. Pl. XXVII, fig. 2). Ce canal est à peu près régulièrement cylindrique et n'émet, de distance en distance, que quelques petits tubercules très courts.

L'ensemble de l'organe est constitué par un nombre considérable d'*ampoules* (ou follicules) courtes, aplaties, renflées extérieurement et amincies du côté interne. Ces ampoules n'entourent généralement pas toutes le canal déférent (*Ocypus*) et sont surtout localisées sur les côtés interne et inférieur, de sorte que la face supérieure du conduit est presque touiours libre. Par suite de cette structure capsulaire,

chaque testicule paraît, à sa face inférieure, sillonné de nombreuses stries transversales et présente une série de tubercules latéraux correspondant aux extrémités cæcales des ampoules ou vésicules testiculaires (Voy. Pl. XXVII, fig. 3), dont le nombre est fort considérable et dépasse la centaine.

La portion du *canal déférent* enveloppée par les ampoules du testicule présente, de distance en distance, quelques renflements et doit très probablement jouer le rôle de *vésicule séminale*. La partie externe du canal prend une direction perpendiculaire au plan de symétrie de l'Insecte. Cette région est courte, cylindrique, rectiligne et va s'ouvrir à l'extrémité antérieure, de forme ovoïde, du conduit éjaculateur.

Les *glandes annexes* sont au nombre de quatre. La paire externe ou antérieure est formée par deux masses ovoïdes ou globuleuses dont le grand axe atteint à peine 1 millimètre ou $1^{mm},25$. Elles se terminent par un très court pédoncule s'ouvrant directement sur les côtés de l'extrémité initiale dilatée du conduit éjaculateur.

Les glandes annexes internes sont tubuleuses, à peu près régulièrement cylindriques, parfois accolées à leur extrémité postérieure et mesurent de 4 à 5 millimètres de longueur. Leur partie antérieure est arrondie ou ovoïde et elles vont s'ouvrir à l'origine du conduit éjaculateur, un peu au-dessous et entre les points d'embouchure des glandes vésiculeuses (Voy. Pl. XXVII, fig. 4). Les pelotons testiculaires, ainsi que les circonvolutions intestinales les recouvrent complètement. Elles ont des parois minces, transparentes et de couleur d'un blanc mat.

Le *conduit éjaculateur* est long, sinueux et cylindrique. Il débute par une extrémité renflée et ovoïde qui reçoit latéralement les canaux déférents et, en avant, les deux paires de glandes annexes (Voy. Pl. XXVII, fig. 4). Le tube se dirige ensuite en arrière en décrivant tout d'abord de nombreux tours spiralés, puis contournés en tire-bouchon. Il prend ensuite une direction rectiligne, pour se recourber

en dernier lieu avant de pénétrer dans l'axe du pénis.

L'*armure génitale* des Staphylinides (*Ocypus cyanæus*) comprend trois parties principales : 1° une plaque basilaire, de forme pentagonale, élargie antérieurement, amincie en arrière et à bords latéraux recouverts de longues soies (Voy. Pl. XXVII, fig. 5) ; 2° deux lamelles latérales (*valves*), sortes de tigelles courbes, concaves, allongées et servant à protéger le tube pénial. Elles sont élargies en avant, amincies postérieurement et recouvertes de fortes soies chitineuses dont la longueur va en augmentant à mesure qu'on se rapproche de la région postérieure. Enfin, 3° dans l'axe de l'armure, on trouve le pénis disposé en forme de cornet chitineux. Son extrémité antérieure est recourbée en forme de capuchon et présente une fente transversale pour permettre l'entrée du conduit éjaculateur. Sa face supérieure est convexe et son bord postérieur porte l'orifice génital, de forme ovalaire et limité par deux bourrelets latéraux.

HISTOLOGIE

Tenebrionidæ. — Nous avons vu que les *testicules* des Ténébrionides forment deux massifs irréguliers ou circulaires, constitués chacun par *six* capsules ou vésicules spermatiques. Ils sont situés dans la région latéro-abdominale et maintenus en place par de nombreux filaments trachéens.

Une section transversale de l'organe nous montre la disposition des diverses capsules. Ces dernières sont tangentes entre elles ; mais, vu leur forme à peu près sphérique, il existe çà et là des lacunes traversées par des fibrilles conjonctives ou des ramifications trachéennes.

Chaque vésicule est entourée d'une membrane externe, très ténue, à fibres circulaires et la cavité centrale est remplie de nombreux faisceaux de spermatozoïdes, dont les uns sont coupés transversalement et les autres se montrent de profil.

Les *canaux déférents* des *Tenebrio* comprennent, en allant

de dehors en dedans : une membrane recouvrante à fibres circulaires et longitudinales ; une lamelle de support, très mince, et enfin un épithélium interne formé par des cellules cylindriques.

Dans la partie moyenne du tube, les cellules deviennent plates, presque cubiques et sont pourvues d'un volumineux noyau basilaire.

Dans la région terminale du canal, correspondant à la vésicule séminale, la cavité centrale est remplie de faisceaux de spermatozoïdes et d'un liquide clair et visqueux.

Les *glandes accessoires internes* (mésadénies), sinueuses et de forme cylindrique, sont entourées d'une membrane mince, hyaline et à fibres circulaires et obliques. A l'intérieur, existe un épithélium constitué par de hautes cellules cylindriques, régulières et à bord libre très net. Chaque élément est pourvu d'un petit noyau ovale localisé dans la région basale et entouré par un cytoplasme finement granuleux. Les parois latérales des cellules sont peu apparentes. Enfin, l'épithélium tout entier repose sur une très mince lamelle basilaire.

Les *glandes annexes externes* (ectadénies) sont pourvues de parois beaucoup plus épaisses que celles des organes précédents. Leur cavité est remplie d'un liquide épais, hyalin, qui se concrète, durcit et finit par prendre une consistance cornée. La musculature pariétale est formée de fibres longitudinales et de faisceaux obliques. Vient ensuite une tunique propre ou membrane basale, transparente et très mince, servant de support à l'épithélium interne. Ce dernier ne comprend qu'une seule assise de hautes cellules cylindriques, placées côte à côte. Le contenu cellulaire entourant le noyau est homogène et finement granuleux, surtout vers le bord interne.

La structure du *conduit éjaculateur* (*Tenebrio*) varie suivant les régions considérées. Dans la partie médiane, les parois musculaires sont moins épaisses qu'aux deux extrémités antérieure et postérieure du tube (Voy. Pl. XXVII, fig. 10).

Si l'on examine une section transversale, on trouve successivement, en allant de dehors en dedans : un anneau musculaire formé tout d'abord par une épaisseur de faisceaux circulaires, à la suite desquels viennent des fibres obliques et longitudinales.

L'*assise chitinogène* est composée de cellules cylindriques dans la région médiane du tube et cubiques vers l'extrémité postérieure. Le noyau, de forme sphérique, est localisé vers la base de la cellule. Le cytoplasme est compact et granuleux du côté externe et fibrillaire vers la région interne, à laquelle fait suite une épaisse *intima chitineuse*. Cette dernière, irrégulière et plissée, présente une structure striée et porte sur le bord des parois de la cavité centrale de petites dents coniques, à large base et à pointe amincie (Voy. Pl. XXVII, fig. 10).

CHAPITRE II

GLANDES GÉNITALES MALES DES TELEPHORIDÆ, DES HYDROPHILIDÆ ET DES SILPHIDÆ

Famille des Telephoridæ. — Les glandes génitales mâles des Téléphorides présentent certaines analogies de formes avec celles de la famille précédente, mais elles en diffèrent cependant par une complexité plus grande dans la disposition des glandes accessoires (Voy. Pl. XXVII, fig. 6, 7, 8 et 9).

Les *testicules* du *Telephorus rusticus* sont constitués par deux masses globuleuses et blanchâtres qui, à l'état ordinaire, sont presque accolées l'une à l'autre et situées dans la région médio-abdominale, en avant des glandes annexes et un peu au-dessus de l'intestin moyen. Chaque glande est formée par une touffe d'ampoules ou vésicules spermatiques sessiles, courtes, claviformes ou fongiformes et à extrémité distale légèrement arrondie. Ces utricules, au nombre de vingt à trente, vont s'ouvrir directement à l'origine dilatée ou parfois même ramifiée du canal déférent. Leur structure est la

même que chez les Ténébrionides, et c'est principalement dans la partie cæcale arrondie que se forment les spermatozoïdes (Voy. Pl. XXVII, fig. 9).

Le *canal déférent* est un long tube cylindrique, sinueux et légèrement élargi à son extrémité postérieure où il joue le rôle de *réceptacle séminal*. Pendant son trajet, il décrit un certain nombre de tours de spire et va finalement déboucher à l'origine du conduit éjaculateur, après s'être fusionné avec la partie terminale de la glande accessoire interne, un peu en arrière de son renflement vésiculeux (Voy. Pl. XXVII, fig. 8). Il résulte, de cette disposition, un très court tronçon commun à la glande et au canal déférent.

Les *glandes annexes* sont au nombre de deux paires. La paire externe (ectadénie), de beaucoup la plus importante comme volume, s'ouvre directement dans le conduit éjaculateur. Elle est constituée par deux larges tubes cylindriques, sinueux et contournés en spirale (Voy. Pl. XXVII, fig. 7). L'ensemble des circonvolutions est tout à fait caractéristique et affecte l'apparence d'une vrille. L'extrémité libre de la glande est terminée par une pointe conique.

Les parois de l'organe sont épaisses, musculaires et limitent une cavité centrale renfermant un liquide qui, par l'action des réactifs, se concrète, durcit et prend une consistance cornée. Ces glandes, au lieu d'être dressées verticalement ou allongées en avant comme nous l'indiquons dans notre figure, sont, au contraire, étalées latéralement et servent de support aux deux testicules.

Les *glandes annexes internes* (mésadénies) diffèrent, par leur structure et la nature de leur contenu, des organes précédents (Voy. Pl. XXVII, fig. 7 et 8). Ce sont deux canaux cylindriques, de 5 à 6 millimètres de longueur, allant directement se fusionner avec l'extrémité terminale des canaux déférents. La partie postérieure de chacune d'elles se dilate en une sorte de vésicule réniforme, à concavité externe. Les parois de cette vésicule sont minces, transparentes et pourvues d'un petit nombre de faisceaux musculaires. La cavité

centrale de l'ampoule est remplie d'un liquide hyalin, dans lequel on constate la présence de nombreux faisceaux de spermatozoïdes. L'existence de ces derniers et la nature du liquide sembleraient peut-être indiquer que cette vésicule doit sans doute jouer le rôle de réceptacle séminal accessoire.

Le *conduit éjaculateur* est un tube de $0^{mm},5$ de diamètre environ sur 6 millimètres de longueur. Il présente, à son origine, un léger renflement qui reçoit les glandes annexes et le canal déférent. Il se dirige en arrière, pénètre dans un bourrelet musculeux placé à l'origine de l'armure génitale, parcourt l'axe du pénis et s'ouvre à l'extérieur par un orifice situé entre deux paires de tigelles chitineuses.

L'*armure génitale* mâle des Téléphores présente, dans son ensemble, la forme d'un prisme quadrangulaire dont l'extrémité antérieure, assez irrégulière, se recourbe en forme de crochet à pointe mousse. La pièce principale est un étui externe chitineux, irrégulier, terminé postérieurement par deux paires de pinces. A l'intérieur de cette première enveloppe, existe un second tube corné contenant, suivant son axe, le conduit éjaculateur.

Les *glandes génitales* mâles du Drile ont été décrites par V. Audouin (1). Aussi n'ajouterons-nous qu'un mot rectificatif à l'étude, si remarquable pour l'époque, faite par ce célèbre naturaliste. Chez le *Drilus flavescens* Fabr., les organes appelés vésicules séminales ne sont que des *glandes annexes*, au même titre que les autres appendices tubuleux, allongés et cylindriques, qui s'ouvrent à l'origine du conduit éjaculateur.

Glandes génitales mâles des Hydrophilidæ. — Les glandes génitales mâles de l'Hydrophile ont été décrites, au point de vue anatomique, par Marcel de Serres et L. Dufour et, au point de vue histologique, par K. Escherich (2) et

(1) Voy. Audouin : *Recherches anatomiques sur la femelle du Drile jaunâtre et sur le mâle de cette espèce* (Annales des Sciences nat., t. II, p. 458, 1824).
(2) Voy. *Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, t. LVII, p. 636, 1894.

P. Blatter (1). Le mémoire de ce dernier auteur est particulièrement remarquable par la précision avec laquelle a été faite l'histologie des glandes annexes.

Bien que nos recherches n'aient pas spécialement porté sur l'Hydrophile, nous allons néanmoins donner, en résumé, la description de son appareil génital mâle, dont la glande spermatique réalise, comme celle des Staphylins, un type très net *de testicule en grappe simple*.

« Les *testicules* du grand Hydrophile, dit Dufour, se présentent sous la forme de deux corps oblongs, cylindroïdes, placés, un de chaque côté, dans la cavité abdominale, au milieu d'une pulpe graisseuse. Ces organes, petits comparativement à ceux des autres Coléoptères, sont revêtus au dehors d'une espèce de tunique adipo-membraneuse qui en masque la structure intérieure. Pour mettre celle-ci en évidence, il faut déchirer le testicule : on voit alors que ce dernier est essentiellement constitué par un épi plutôt que par une grappe de plusieurs centaines de petites capsules spermatiques, étroitement empilées comme des grains fort pressés qui seraient sessiles autour d'un axe commun, occupant, d'après Marcel de Serres, toute la longueur de la glande. Le canal déférent est grêle, presque capillaire, flexueux, et immédiatement avant de s'insérer à la vésicule séminale (*glande annexe*) qui lui correspond, il présente un renflement ovoïde considérable. »

Ce renflement ovoïde, dont parle L. Dufour, est un réceptacle séminal. Le reste de l'appareil comprend : une paire de glandes accessoires (mésadénies), pourvues chacune de deux ou trois rameaux ; une seconde paire de glandes (ectadénies) provenant peut-être d'une évagination du conduit éjaculateur. Ce dernier est muni d'un renflement ovoïde initial ou ampoule éjaculatrice (Voy. la figure schématique de Blatter, p. 391 des *Arch. d'anat. micr.*, t. I, 1897).

(1) Voy. *Étude sur la structure histologique des glandes annexes de l'appareil génital mâle de l'Hydrophile* (Archives d'anatomie microscopique, t. I, fasc. 3, 1897).

Famille des Silphidæ. — L'appareil génital mâle du *Necrophorus vestigator* Hersch. se rapproche, par l'ensemble de ses caractères généraux, de celui des Silphes. Comme chez ces derniers, il est caractérisé par la présence d'une grosse vésicule jaunâtre, en forme de massue, s'ouvrant à l'extrémité antérieure de l'appareil copulateur (Voy. Pl. XXVIII, fig. 1).

Les *testicules* forment un massif impair, presque sphérique, mesurant 3 millimètres environ dans le sens antéro-postérieur. Une simple traction transversale suffit cependant pour écarter les deux glandes séparées l'une de l'autre par une sorte de cloison due aux nombreux replis que forment les vésicules séminales. Chaque organe a une apparence réniforme, à concavité interne.

Le canal déférent prend naissance à l'extrémité antérieure de l'organe et décrit quelques sinuosités dans l'intérieur même de la grappe testiculaire. C'est de son bord externe que partent quelques rameaux cylindriques, courts, parfois recourbés et terminés en cæcum ovoïde à leur extrémité libre. Ils portent sur un de leurs côtés de nombreuses ampoules ou vésicules spermatiques courtes, sessiles, tronconiques, ou en forme de massue. Le nombre de ces ampoules dépasse cent pour chaque glande. Il résulte, de cette disposition, que toutes les ampoules sont fixées sur le côté externe de l'organe et que la face interne ne présente que le canal déférent. L'ensemble de la glande paraît granuleux, et ce n'est que sur le bord circonférentiel externe que l'on voit quelques ampoules (une dizaine environ) dépasser leurs congénères.

Les *canaux déférents* sont constitués par deux tubes cylindriques présentant un diamètre irrégulier dans la région testiculaire et un diamètre uniforme dans la partie externe. Leur région terminale dilatée doit jouer le rôle de réceptacle séminal. Ils vont déboucher à l'extrémité antérieure du conduit éjaculateur, à peu près aux mêmes points que les glandes accessoires externes (Voy. Pl. XXVIII, fig. 1).

Les *glandes annexes* sont au nombre de deux paires, comprenant, de chaque côté, deux tubes cylindriques à contours réguliers. Ils sont très sinueux et forment deux volumineux pelotons à mailles assez lâches, remplissant la partie inférieure de la seconde moitié de l'abdomen, au-dessous des intestins moyen et terminal. Les diamètres des deux paires de glandes sont inégaux. La paire externe (mésadénies) est plus grêle, plus étroite que l'interne et va déboucher à la face supérieure de l'extrémité antérieure du conduit éjaculateur, de telle sorte que chaque tube va s'ouvrir au même point que le canal déférent correspondant. Les glandes annexes internes (ectadénies), plus larges que les précédentes, débouchent directement sur les côtés antéro-inférieurs du *conduit éjaculateur* (Voy. Pl. XXVIII, fig. 1).

Ce dernier débute par une extrémité élargie qui peu à peu diminue de diamètre. Il devient ensuite régulièrement cylindrique et ne tarde pas à pénétrer dans l'axe du pénis. Vers la région antérieure de l'appareil copulateur, on trouve une ampoule ovoïde, en forme de massue, entourée d'une épaisse paroi musculaire et garnie intérieurement de dents chitineuses, coniques et à pointe fortement acérée.

Silpha. — L. Dufour, qui a étudié les glandes génitales de la *Silpha opaca*, donne une description assez exacte des testicules de cette espèce. « Chaque glande, dit-il, est ovaloréniforme, convexe, blanchâtre, débordée à son bord externe par une rangée de capsules spermatiques conoïdes, semi-diaphanes. En déchirant la tunique pour étudier l'intérieur, on voit alors que le canal se continue dans la pulpe prolifique en s'y repliant et qu'il devient l'axe, le tronc d'où partent des branches brièvement pédicellées, terminées par des fascicules de capsules spermatiques ovales, blanches, plus ou moins empilées. Celles qui débordent le testicule sont bien plus grandes, distinctes les unes des autres; mais elles aboutissent par un pédicelle plus que capillaire aux mêmes ramifications internes. »

Les glandes génitales mâles des *Silpha rugosa* et des *S. si-*

nuata sont caractérisées par le volume relativement considérable et la structure des testicules, par la présence de deux paires de glandes accessoires tubuleuses qui, au moment de la reproduction, sont très volumineuses, cylindriques, de couleur blanchâtre et forment deux gros pelotons remplissant la presque totalité de la région postérieure abdominale (Voy. Pl. XXVIII, fig. 2, 3, 4, 5).

Chez la *Silpha rugosa*, les *testicules* sont très volumineux et constituent une grosse masse framboisée, à surface irrégulière et granuleuse. Cette irrégularité est due uniquement à la structure en grappe de ces organes. La structure rappelle, dans ses grandes lignes, celle des glandes génitales des Corymbites et des Timarques. Les testicules présentent une apparence impaire, et il faut exercer une certaine traction transversale pour les séparer. On voit qu'il existe entre les deux organes une cloison formée par les nombreuses circonvolutions des canaux déférents (vésicules séminales). Chaque canal complètement déroulé, atteint une longueur de 2 centimètres environ.

Les *testicules* sont formés par la réunion de grappes simples, étroitement serrées et groupées autour d'une tige commune. La partie centrale de l'organe est constituée par un tube irrégulier et ramifié. Chaque ramification, généralement très courte (Voy. Pl. XXVIII, fig. 2 et 5), porte un grand nombre d'ampoules ou capsules spermatiques, tronconiques ou en forme de massue, à extrémité distale élargie et arrondie, puis amincie au contraire du côté interne. Ces ampoules sont parfois aplaties par suite de leur pression réciproque. Elles sont très nombreuses (cent trente à cent cinquante) et donnent à la glande une apparence mûriforme. Parfois quelques-unes d'entre elles dépassent l'ensemble de l'organe et sont plus volumineuses que leurs voisines, bien que leur mode d'embouchure soit cependant identique. Les produits de sécrétion passent tout d'abord dans les rameaux latéraux puis dans le réservoir central (*vésicule séminale*) élargi. Ce dernier est parfois aplati transversalement et se continue par le canal déférent.

Ce qui donne à supposer que la portion du canal déférent intra-testiculaire joue le rôle de vésicule séminale, c'est la présence de nombreux faisceaux de spermatozoïdes qu'on y constate (Voy. Pl. XXVIII, fig. 2 et 5).

Le canal, peu après sa sortie de la glande, décrit de nombreux replis et va finalement déboucher à l'extrémité légèrement dilatée du conduit éjaculateur.

Les *glandes annexes* sont toujours hypertrophiées à l'époque de la reproduction et renferment un liquide hyalin, transparent, blanchâtre, parfois épais et glaireux, qui doit jouer un certain rôle dans la formation du sperme (Voy. Pl. XXVIII, fig. 3 et 4).

Ces organes sont au nombre de deux paires chez les différentes *Silpha*. Ce sont deux tubes enroulés, flexueux et mesurant près de 3 centimètres de longueur dans leur complète extension. Au moment de la reproduction, ils sont gorgés d'un liquide blanchâtre, épais et gluant. La paire inférieure a, dans sa région postérieure, un diamètre à peu près uniformément cylindrique et supérieur à celui de sa congénère. Mais, au fur et à mesure qu'on s'éloigne du point d'embouchure, l'épaisseur diminue progressivement, le tube devient lui-même irrégulier, s'élargit par places, se rétrécit en d'autres points et prend une apparence moniliforme (Voy. Pl. XXVIII, fig. 4).

La partie postérieure des glandes annexes est également tubuleuse, irrégulière et moniliforme. Les deux paires de glandes vont s'ouvrir à l'extrémité antérieure du conduit éjaculateur, un peu au-dessous et en avant du point d'embouchure des glandes annexes externes.

Le *conduit éjaculateur* est un tube cylindrique, à parois musculaires épaisses, élargi à son origine et allant progressivement en diminuant à mesure qu'il se rapproche de l'armure génitale. Sa longueur totale atteint de 9 à 11 millimètres. Ses parois sont épaisses et tapissées intérieurement par une intima chitineuse. Il pénètre, en dernier lieu, dans l'axe de l'appareil copulateur.

A ce dernier, et le parcourant dans toute son étendue, se trouve adapté un organe ovoïde, vésiculiforme, comprenant une partie externe assez volumineuse et un appendice cylindrique traversant l'armure et s'ouvrant à son extrémité. Cet organe, dont les fonctions sont tout à fait problématiques, est spécial aux *Silphidæ* : nous ne l'avons encore rencontré chez aucune autre espèce de Coléoptères.

Nous allons, dans le paragraphe suivant, décrire l'appareil reproducteur mâle du Timarque dont les testicules, disposés en grappes, présentent de grands rapports morphologiques avec ceux des Silphides. Les autres parties de l'appareil sont, comme on va le voir, tout à fait différentes.

Timarcha (1) (Voy. Pl. XXVIII, fig. 6). — Sauf Dufour qui leur consacre quelques lignes, aucun entomologiste n'a décrit les organes génitaux mâles des Timarques. « Chez ces espèces, dit-il, le testicule est un sachet oblong, un peu courbé, à peine lobé dans son contour et revêtu d'une tunique assez serrée. Je n'ai point reconnu une texture capsulaire dans son intérieur. Le canal déférent naît de l'extrémité postérieure du sachet ; il est court et étroit. Il s'unit à son correspondant pour former le conduit éjaculateur, qui est flexueux et d'une longueur à peine double de celle des canaux déférents. Je n'aperçois aucune trace de l'existence des vésicules séminales, mais je présume que peut-être de nouvelles dissections les feront découvrir. »

Ce qui frappe tout d'abord en étudiant les organes génitaux mâles des Timarques (*Timarcha coriaria*), c'est leur extrême simplicité, la forme allongée, d'apparence vésiculeuse, qu'affectent les deux testicules, et surtout l'atrophie considérable que présentent les glandes accessoires. Ces Insectes sont certes, de tous les Coléoptères, ceux dont les diverses parties de l'appareil reproducteur (sauf les testicules) présentent la structure la plus simple et la plus rudi-

(1) Voy. notre mémoire : *Recherches anatomiques et histologiques sur les organes reproducteurs mâles des Chrysomelidæ* (Journal d'anat. et de physiol., fasc. n° 4, 1899).

mentaire. Ici, les glandes annexes sont réduites à leur plus simple expression et nous apparaissent sous la forme de deux petits cæcums ovoïdes, tandis que chez tous les autres Coléoptères elles sont constituées par une ou deux paires de longs tubes cylindriques, plus ou moins flexueux et parfois même pelotonnés. Même simplicité dans la disposition des canaux déférents et éjaculateurs qui sont cylindriques, grêles, peu contournés sur eux-mêmes et presque rectilignes. Aussi, si nous voulions établir une classification des Coléoptères, en nous basant uniquement sur les degrés de complexité qu'affecte l'appareil générateur mâle, n'hésiterions-nous pas à placer les *Timarcha* à la base de la série.

Les *testicules* du *Timarcha coriaria* sont assez volumineux, allongés, coniques ou ovoïdes et mesurent de 4 à 5 millimètres de longueur, sur 2 millimètres environ dans leur plus grande largeur (Voy. Pl. XXVIII, fig. 6).

Une membrane mince, transparente et de nature conjonctive, les enveloppe et leur donne une apparence vésiculeuse. Chaque glande comprend un réservoir ou canalicule médian, large, irrégulier et pourvu d'un nombre variable de courtes ramifications latérales. Ces dernières ont un diamètre un peu inférieur à celui du canal central et reçoivent les parties terminales amincies des *ampoules* ou vésicules spermatiques.

Chaque *ampoule*, sessile, présente la forme d'une massue ou d'un appendice ovoïde, à extrémité distale élargie ou parfois aplatie par suite de la compression de ses congénères. Son extrémité proximale est amincie et va déboucher vers le sommet d'une des ramifications du canal central.

Tous les lobules (ampoules) spermatiques, étroitement serrés entre eux et enveloppés par la membrane externe du testicule, donnent à la glande une apparence mamelonnée, mûriforme, granuleuse, faisant croire, de prime abord, à un organe constitué par une grosse vésicule impaire, striée et irrégulière. Mais, une section pratiquée à travers le testicule en fait connaître la véritable structure et une dissection minutieuse permet même de séparer les diverses ampoules.

De l'extrémité postérieure de chaque testicule part le *canal déférent*, sorte de tube régulièrement cylindrique et mesurant de 4 à 6 millimètres de longueur. A son point de convergence avec son congénère existe une sorte de dilatation triangulaire et aplatie, de laquelle part le conduit éjaculateur. L'ensemble des trois canaux présente une disposition en forme de *Y*.

Peu après sa sortie du testicule, le canal déférent reçoit le conduit vecteur de la *glande accessoire* (mésadénie) disposée latéralement. Cette dernière, au lieu de présenter la forme d'un long tube cylindrique, tortueux et parfois pelotonné, comme cela existe chez la plupart des autres Coléoptères, est vésiculeuse, ovoïde ou presque sphérique et mesure à peine de 1 millimètre à $1^{mm},25$ de diamètre. Sa couleur est noirâtre et ses parois épaisses et musculaires. De son extrémité postérieure part un très court canalicule excréteur, débouchant directement dans le canal déférent (Voy. Pl. XXVIII, fig. 6).

Le *conduit éjaculateur* du *Timarcha* prend naissance au point de fusion des canaux déférents et se dirige en arrière en se plaçant immédiatement au-dessous de la portion terminale de l'intestin. C'est un tube cylindrique, peu sinueux, à parois épaisses et présentant de 9 à 11 millimètres de longueur. Il offre, dans son tiers antérieur, une dilatation vésiculiforme, qu'on pourrait confondre avec un réceptacle séminal, bien que sa structure soit identique à celle du reste du conduit : sa lumière n'augmente pas de diamètre et ses parois musculaires seules sont plus épaisses. Vers son extrémité postérieure, le conduit éjaculateur décrit une courbe, se redresse verticalement et pénètre enfin dans l'axe de l'armure copulatrice (pénis).

L'*appareil copulateur* des Timarques est très simple et comprend deux pièces principales : la *plaque basilaire* et le *pénis*. D'autre part, l'ensemble de l'organe, reposant sur un épais coussin musculaire, affecte une forme allongée et rectangulaire.

La *plaque basale* est constituée par deux tigelles chitinèuses, unies au-dessous de l'armure et qui s'écartent ensuite progressivement, formant entre elles, un angle et entourant le pénis à la façon d'un anneau.

Le *pénis* est un tube légèrement aplati, prismatique et émettant, en avant, deux appendices qui se rejoignent au-dessous du point d'embouchure du conduit éjaculateur.

STRUCTURE HISTOLOGIQUE

Pour l'histologie des *testicules*, il suffit de décrire la structure d'une vésicule ou *ampoule* pour avoir celle de l'organe tout entier. Une section perpendiculaire à l'axe permet de distinguer, à l'extérieur, l'existence de deux membranes enveloppantes : l'une externe, mince et de nature musculaire, commune à l'organe tout entier, et une seconde, plus mince que la première, appartenant en propre à chaque *capsule*. Au-dessous de cette dernière, vient une membrane basale, très ténue, supportant l'épithélium germinatif interne. Ce dernier est constitué par divers groupes de cellules ou *spermatogonies*, séparés par une très mince cloison. Chaque cellule est sphérique, à contenu granuleux et possède un gros noyau central. Les divers groupes de cellules génératrices sont surtout localisés vers la région cæcale des ampoules spermatiques.

La cavité des ampoules est, en outre, remplie par un liquide incolore et gluant, dans lequel nagent de nombreux faisceaux de spermatozoïdes, allongés ou recourbés en croissant.

L'épithélium interne des parois s'aplatit au fur et à mesure qu'on se rapproche du réservoir central et de ses tubercules latéraux et se continue, suivant une ligne de démarcation bien nette, avec les cellules de ces derniers. Le réservoir, qu'on peut homologuer à une sorte de *réceptacle séminal*, présente, en section transversale, une forme presque triangulaire ou ovale.

Au point de vue histologique, le *conduit éjaculateur* des Timarques est constitué par une membrane péritonéale externe très ténue. Vient ensuite une très épaisse couche musculaire, formée par plusieurs assises de faisceaux circulaires disposés par couches concentriques. Intérieurement, on trouve des fibres longitudinales et la couche épithéliale qui ne comprend qu'une série unique de cellules constituant l'*assise chitinogène*. Cette dernière engendre, par modification de son protoplasme, l'*intima chitineuse*. L'intima limite une cavité centrale, très étroite aux deux extrémités du conduit, mais aplatie au contraire dans la région correspondant à la dilatation vésiculaire, laquelle ne diffère du reste du conduit que par l'épaisseur considérable de ses parois.

CHAPITRE III

GLANDES GÉNITALES MALES DES COCCINELLIDÆ, DES CANTHARIDIDÆ ET DES CLERIDÆ

Les glandes génitales mâles des Coccinellides se rapprochent, par la forme des testicules, de celles des Téléphorides, des Silphides, etc. Les organes sécréteurs sont pairs, les vésicules séminales volumineuses et les glandes annexes au nombre de six (trois de chaque côté).

Les *testicules* des *Epilachna* sont pairs, situés un peu en arrière de la région thoracique et recouverts par les circonvolutions intestinales et par celles des glandes annexes. Ils sont peu volumineux, disposés en grappe ou en ombelle et constitués par un petit nombre (vingt-cinq à trente) d'*ampoules* ou *vésicules spermatiques* pédicellées, dont la forme rappelle assez bien celle des Téléphorides. Chacune d'elles est constituée par un petit tube à extrémité externe dilatée et arrondie (Voy. Pl. XXVIII, fig. 7, et Pl. XXIX, fig. 8). L'extrémité interne de ces vésicules s'amincit peu à peu et va s'ouvrir dans une ramification de l'extrémité antérieure du canal déférent. C'est surtout dans la région cæcale et

élargie des ampoules que se forment les spermatozoïdes.

Le *canal déférent* est court, peu sinueux et débute par une partie amincie et presque capillaire. Il sort du bord inférieur de chaque testicule et résulte de la fusion de quelques ramuscules, au sommet desquels vont déboucher les ampoules spermatiques (Voy. Pl. XXVIII, fig. 7). Le canal se dirige tout d'abord en arrière et, après un trajet de 1 millimètre et demi à 2 millimètres, il se dilate brusquement pour former une volumineuse *vésicule séminale* (*V*) eu égard aux dimensions des autres parties de l'appareil (Voy. Pl. XXIX, fig. 8).

Chaque vésicule renferme de nombreux faisceaux de spermatozoïdes et présente une apparence réniforme à bords interne légèrement concave et externe convexe. Les extrémités antérieure et postérieure sont amincies. La partie terminale se rétrécit brusquement, se recourbe en crochet et se continue par un tube court, sinueux et très étroit qui va directement déboucher vers la région terminale de la glande annexe externe (Voy. Pl. XXIX, fig. 8). La disposition sacciforme des réceptacles séminaux est tout à fait caractéristique, et dans aucune famille de l'ordre des Coléoptères, nous n'avons rencontré un organe aussi nettement délimité.

Les *glandes annexes* sont au nombre de trois paires et vont toutes déboucher à l'extrémité antérieure dilatée du conduit éjaculateur. La paire externe est formée par un tube cylindrique dans sa moitié inférieure, mais présentant, dans sa région antérieure, des constrictions et des dilatations, n général peu accentuées. D'autre part, cette glande tubuleuse décrit de nombreuses sinuosités dont les replis, très serrés, forment un peloton recouvrant entièrement les testicules. Les replis de l'extrémité postérieure sont moins accusés et le tube suit peu à peu un trajet moins contourné et plus rectiligne. C'est un peu avant de déboucher dans le conduit éjaculateur qu'elle reçoit, perpendiculairement à sa direction, la partie terminale, rétrécie et capillaire, du canal déférent.

Les *glandes annexes internes* (*Epilachna*), au nombre de deux paires, ont un diamètre un peu inférieur à celui des organes précédents et sont constituées par des tubes cylindriques à parois minces et transparentes (Voy. Pl. XXVIII, fig. 7). La longueur de chacune d'elles égale à peine la moitié de celle des glandes externes. Ces organes, à contenu hyalin et transparent, présentent un léger renflement à leur extrémité antérieure et vont déboucher à l'origine du conduit éjaculateur, du côté interne de la première paire de glandes accessoires.

Le *conduit éjaculateur* est un tube cylindrique dont la longueur dépasse 6 à 7 millimètres (Voy. Pl. XXVIII, fig. 7). Il débute par une partie renflée, vésiculiforme, échancrée sur son bord antérieur, et se rétrécit ensuite pour devenir uniformément cylindrique. Ses parois sont épaisses et musculaires. Après avoir décrit deux ou trois replis, le conduit ne tarde pas à pénétrer à l'extrémité antérieure de l'appareil copulateur (ou mieux du pénis), qu'il poursuit suivant son axe.

L'*armure génitale* comprend un pénis chitineux, conique, recourbé en forme de crochet ou d'hameçon et à pointe très acérée. Il est entourée d'une gaine cornée, en forme de gouttière et de couleur brunâtre. A la base de cette gaine sont fixées deux valves minces, cylindriques, styliformes, dirigées en arrière et de longueur à peu près égale à celle du pénis.

Famille des Cantharididæ. — Les Cantharides, par la structure anatomique compliquée de leurs glandes génitales mâles, par la forme de leurs testicules, composés d'une touffe d'ampoules spermatiques disposées en grappe simple ou épi, méritent d'être placées à côté des Coccinellides et des Élatérides.

Dans ses importantes recherches sur les Insectes vésicants, H. Beauregard consacre un long chapitre à l'appareil génital mâle des genres *Cantharis*, *Meloe Mylabris*, *Epicauta*, *Zonitis*, etc. L'auteur reprend les descriptions très

sommaires et parfois inexactes de Dufour, d'Audouin, de Brandt et Ratzburg et prend la Cantharide ordinaire (*Cantharis vesicatoria*) comme type de son étude (1).

D'après cet auteur, les *testicules* de la Cantharide sont à peu près sphériques, incolores ou légèrement jaunâtres et formés d'un très grand nombre de tubes allongés et renflés en massue à leur extrémité libre périphérique. Par leur extrémité centrale, ces tubes débouchent dans une cavité commune à laquelle aboutit le canal déférent. Ce dernier est cylindrique et se renfle à son extrémité postérieure pour former un réservoir spermatique que l'on trouve toujours rempli de spermatozoïdes.

Le *conduit éjaculateur* de la Cantharide s'évase à son extrémité antérieure, de manière à constituer une sorte d'urne arrondie dans laquelle débouchent, d'une part les glandes annexes et, de l'autre, les canaux déférents.

Les *glandes accessoires* sont au nombre de trois paires s'ouvrant dans la portion antérieure renflée du conduit éjaculateur, sur la face ventrale de ce dernier, à peu près au niveau où débouchent les canaux déférents.

La première paire (glandes scorpioïdes) est formée par deux tubes à extrémité libre enroulée en forme de crosse. La seconde paire est insérée un peu en arrière et en dehors de la précédente. Ce sont deux cæcums courts, situés entre les glandes scorpioïdes et les canaux déférents.

La troisième paire consiste en deux longs tubes qui prennent naissance immédiatement en arrière des canaux déférents et s'enroulent de chaque côté du tube digestif.

Les deux premières paires de glandes annexes fonctionnent comme organes de sécrétion de substance muqueuse. La troisième (*glandes à cantharidine*) sert à la fois de réservoir séminal et à l'élaboration d'un principe actif, la cantharidine.

(1) Voy. le *Journal d'anat. et de physiol.*, t. XXII, 1886, p. 528 et suiv.

Famille des Cleridæ (1). — Les organes générateurs mâles des Clérides ont été décrits en quelques lignes par L. Dufour. Ils sont, dit-il, assez compliqués. Les testicules, bien séparés l'un de l'autre, sont des sachets ovoïdes dont la tunique, d'une grande finesse, est d'un rouge vif. Leur organisation intérieure consiste en un faisceau de capsules spermatiques en forme de gaines renflées à leur base. Le canal déférent a parfois une teinte rougeâtre et est un peu plus long que le testicule. Les vésicules séminales sont au nombre de quatre paires : deux d'entre elles sont courtes, renflées, ovalo-oblongues et obtuses. Les deux autres sont allongées et filiformes. Il en est de même du canal éjaculateur. L'armure copulatrice, de forme oblongue, est charnue et arrondie à sa base, cornée dans le reste de son étendue. Cette description est à la fois incomplète et inexacte, surtout en ce qui concerne la morphologie des testicules et principalement celle des vésicules séminales (glandes annexes).

Nous avons étudié, parmi les Clérides, les quatre espèces suivantes : *Trichodes alvearius* Fabr., *Trichodes apiarius* L., *Thanasimus formicarius* L. et *Corynetes cæruleus* Degeer.

Les *testicules* des Trichodes sont pairs, ovoïdes ou piriformes et situés vers la région médio-abdominale, de chaque côté de l'armure génitale. Ils sont en partie recouverts par les sinuosités des glandes annexes et maintenus dans une position fixe par de nombreux faisceaux trachéens qui partent des parois latérales du corps. Leurs dimensions sont les suivantes : longueur antéro-postérieure, 2 à 3 millimètres, diamètre transversal, 1 millimètre.

Chaque testicule est constitué par un ensemble de tubes ou follicules spermatiques (Voy. Pl. XXVIII, fig. 8 et 10). Ces tubes sont irrégulièrement cylindriques, parfois renflés de

(1) Pour de plus amples détails sur cette famille, voyez notre mémoire : *Contribution à l'étude des organes reproducteurs des Coléoptères : Glandes génitales mâles des Clérides* (Annales de la Soc. entom. de France, p. 622 et suiv., 1898).

distance en distance, surtout dans la région médiane, et se terminent, à leur extrémité distale, par un filament qui va s'amincissant progressivement. Cette région externe et filiforme est sinueuse et longe, en se recourbant, les parois internes de l'organe. Chaque tube séminifère est flexueux et va s'ouvrir, soit directement à l'extrémité élargie du canal déférent, soit dans un conduit très court qui reçoit également trois ou quatre tubes semblables. Le tronc récepteur, après un très court trajet, débouche dans le canal déférent.

Le nombre de ces tubes séminifères (ou utricules) est peu considérable et se trouve compris entre vingt et vingt-cinq. Quand ces divers canalicules sont complètement étalés dans l'eau, ils présentent l'aspect d'un faisceau divergent flabelliforme, fixé à l'extrémité élargie d'un pédoncule correspondant au canal déférent (Voy. Pl. XXVIII, fig. 10).

Le *canal déférent* commence par une extrémité renflée située à peu de distance de la paroi testiculaire. Parfois, cette même extrémité se ramifie en deux ou trois branches, très courtes, sur lesquelles viennent s'ouvrir les canalicules spermatiques.

Après sa sortie du testicule, le canal déférent se dirige en avant en décrivant de nombreuses circonvolutions, puis transversalement. Il forme ensuite un petit peloton cylindrique avant de déboucher à la base de la face inférieure de la glande annexe externe (Voy. Pl. XXVIII, fig. 9). Pendant son trajet, ce canal conserve un diamètre uniformément cylindrique et ne fait que s'amincir légèrement à son extrémité terminale.

Glandes annexes. — Il existe, chez les Clérides, quatre paires de glandes annexes ou accessoires, s'ouvrant toutes directement à l'extrémité antérieure élargie du conduit éjaculateur. Parmi ces glandes, les deux paires internes sont courtes, larges, vésiculeuses, légèrement concaves et réniformes, tandis que les deux paires externes sont beaucoup plus allongées, cylindriques et sinueuses.

Glandes en tubes. — La paire externe des glandes annexes

tubuleuses diffère de l'interne par son diamètre plus étroit et par ses nombreuses circonvolutions (Voy. Pl. XXVIII, fig. 9). Elle est formée par un tube régulièrement cylindrique, de 6 à 7 millimètres de longueur sur 1/3 de millimètre de diamètre. Leur direction transversale est perpendiculaire au plan de symétrie du corps de l'animal (Voy. Pl. XXVIII, fig. 9). Pendant leur trajet, elles décrivent de nombreux tours de spire, très serrés et groupés en un peloton ovoïde, en arrière duquel sont situés les testicules. L'extrémité terminale est cependant libre et légèrement arrondie. Quant à la région proximale, elle est amincie et se fusionne à la partie correspondante de la glande interne. La portion commune, très courte, débouche un peu au-dessous des orifices des deux glandes vésiculeuses médianes (Voy. Pl. XXVIII, fig. 9).

Les *glandes annexes internes* (*Gi.*) sont également au nombre de deux, de longueur un peu inférieure à celle de leurs congénères externes. Elles se dirigent en avant et se recourbent en crosse à leur extrémité libre. Leur portion terminale est légèrement renflée et se fusionne avec celle des glandes externes. Ces deux sortes d'organes sont de couleur blanchâtre ; leurs parois, minces, hyalines, molles, se laissent facilement déchirer. Le produit de sécrétion glandulaire est une masse homogène, gluante, laiteuse et transparente. La nature glaireuse de ce produit doit faire considérer les *glandes tubuleuses* que nous venons de décrire comme des *organes à sécrétion muqueuse*. Le liquide produit doit s'ajouter au sperme et jouer un certain rôle au moment de l'accouplement, car à l'époque de l'activité des fonctions génésiques, ces glandes sont hypertrophiées et fonctionnent avec beaucoup plus d'intensité qu'en temps ordinaire.

Glandes vésiculeuses. — Les glandes vésiculeuses, au nombre de deux paires, diffèrent, par leur structure et la nature de leur contenu, des glandes tubuleuses. Elles se présentent sous l'aspect de deux petits appendices digitiformes, courts, larges et à extrémité libre émoussée (Voy. Pl. XXVIII, fig. 9, *Gv.*). La paire externe est plus large et

plus renflée que l'interne; elle est, en outre, en rapport, par son extrémité terminale, avec le canal déférent correspondant. Chaque glande est concave intérieurement, convexe sur son bord opposé et se termine par une extrémité libre conique ou arrondie. Leurs parois, ainsi que celles des testicules, sont fortement colorées en rouge; de plus, leur cavité renferme un produit de même teinte. Cette glande vésiculeuse externe, à parois épaisses et musculaires, va s'ouvrir, par son extrémité postérieure amincie et recourbée, à la partie initiale du conduit éjaculateur. Le canal déférent correspondant s'ouvre à sa face inféro-interne, tout près de l'orifice contigu des deux glandes vésiculeuses proximales.

La *paire interne* des deux glandes vésiculeuses comprend deux tubes courts, adhérents l'un à l'autre et présentant extérieurement une légère dilatation. Leur extrémité libre est arrondie ou conique, tandis que l'opposée, également élargie, débouche à la partie antérieure dilatée du conduit éjaculateur. C'est dans l'espace compris entre chaque paire de glandes vésiculeuses que s'ouvrent également dans le conduit éjaculateur les deux glandes tubuleuses correspondantes (Voy. Pl. XXVIII, fig. 9).

Le *contenu* des glandes vésiculeuses est une masse, parfois granuleuse, mais généralement homogène et compacte, de couleur rouge foncé comme les parois de l'organe. Il est tout d'abord mou, flexible, élastique, mais ne tarde pas, par l'action des liquides fixateurs, à prendre une consistance dure et cornée, rendant ainsi très difficiles les coupes microscopiques. Il se prend presque toujours en un bloc compact, moulant exactement la cavité interne de la glande.

Le *conduit éjaculateur* est court, cylindrique, et ne présente qu'une légère courbure antérieure. Son extrémité postérieure, à peu près rectiligne, pénètre directement dans l'axe de l'armure copulatrice. La portion du conduit ainsi entourée par l'armure est plus étroite et constitue la verge.

Ce conduit est élargi et aplati transversalement à son extrémité initiale, où il reçoit les canaux déférents et les glandes annexes. Sa cavité interne est tapissée par une épaisse intima chitineuse.

L'*armure génitale* est allongée, presque cylindrique et recouverte antérieurement par un bourrelet musculaire, au sommet duquel pénètre le conduit éjaculateur. L'ensemble de l'armure comprend, outre le pénis, deux paires de tigelles longitudinales, de nature chitineuse.

CHAPITRE IV

GLANDES GÉNITALES MALES DES ELATERIDÆ, ETC.

Famille des Elateridæ. — L. Dufour a donné une bonne description anatomique des glandes génitales mâles de l'*Elater murinus* (Voy. les *Annales des Sciences nat.*, t. VI, 1825, p. 166).

Les testicules, dit-il, sont bien distincts, séparés l'un de l'autre, enchevêtrés par un lacis de trachées capillaires et constitués chacun par une agglomération arrondie ou sub-réniforme de capsules spermatiques ovalaires ou oblongues, au nombre d'une quarantaine. La petitesse et la contiguïté de ces capsules ne m'ont point permis de constater leur mode de connexion pour la formation du canal déférent. Ce dernier naît brusquement du testicule. Il est long et flexueux, d'abord délié comme un cheveu ; mais en approchant du canal éjaculateur, sur les côtés duquel il rampe, il devient plus gros, plus replié. Il s'insère au-dessous de la vésicule principale, immédiatement avant l'origine du conduit éjaculateur.

Il y a trois paires de vésicules séminales (*glandes annexes*). La première ou principale est plus grande, plus blanche, plus compacte que les autres. Elle se contourne vers son extrémité, qui est divisée en deux cornes spiroïdes. La seconde paire est en forme de massue allongée et recourbée.

Elle s'implante à la face supérieure de la première paire, tout près de l'origine du conduit éjaculateur. Celles de la troisième paire sont fort courtes, placées au-dessous des autres et d'une configuration singulière qui les fait paraître doubles.

Le conduit éjaculateur est assez court, cylindrique et recourbé sur lui-même; il s'enfonce dans l'armure copulatrice à la base supérieure de celle-ci.

A cette description, nous ajouterons les observations suivantes.

Les *vésicules* ou *capsules spermatiques* sont, pour chaque testicule, au nombre de soixante-dix à quatre-vingts. Elles sont allongées, ovoïdes ou en forme de massue, faiblement pédicellées et mesurent plus d'un millimètre de longueur. Leur extrémité distale est arrondie, renflée, et la région proximale, amincie et cylindrique, constitue une sorte de canalicule déférent. Les canalicules vont parfois s'ouvrir, au nombre de trois ou quatre, en un ou même parfois en des points très rapprochés les uns des autres pour former un conduit d'un diamètre plus large que les premiers. Ces conduits de second ordre se réunissent à leur tour, et c'est de leur fusion que résulte le canal déférent. Ce dernier, d'abord étroit, sinueux, cylindrique, ne tarde pas à se dilater vers son extrémité postérieure pour constituer une vésicule séminale.

Les organes désignés par L. Dufour sous le nom de vésicules séminales ne renferment aucune trace de spermatozoïdes : ce sont des tubes glandulaires (*glandes annexes*) sécrétant un produit hyalin, gluant, muqueux qui, dans certaines glandes, se concrète, durcit et prend une consistance cornée.

Corymbites. — Les glandes génitales mâles des *Corymbites* sont caractérisées par la forme et la disposition des ampoules spermatiques, par la longueur des canaux déférents et la minceur de leurs parois, et enfin par la présence de trois paires de glandes annexes dont les deux paires internes peuvent être homologuées à celles désignées par Escherich et Blat-

ter sous le nom d'ectadénies. Ajoutons que les dénominations d'ectadénies et de mésadénies ne correspondent pas toujours aux différentes particularités que présentent les glandes reproductrices mâles des Coléoptères. Les auteurs précédents n'ont étudié que trois types chez lesquels on ne constate que deux paires de glandes et l'assimilation est presque toujours impossible quand on s'adresse à des espèces possédant trois ou même quatre paires de glandes annexes.

Les *testicules* des Corymbites sont volumineux, blanchâtres et situés dans la région médio-abdominale, de chaque côté de l'intestin moyen. Ils sont constitués par un grand nombre (cinquante à soixante) de follicules ou *ampoules spermatiques*, pédiculées, généralement tronconiques ou en forme de massue, à extrémité distale renflée ou ovoïde et à région interne presque cylindrique allant déboucher à l'extrémité antérieure ramifiée du canal déférent. Parfois, les pédicules des ampoules se réunissent au nombre de deux ou de trois pour former un conduit très court, s'abouchant directement dans le canal déférent. Toutes les ampoules ou vésicules, étroitement serrées les unes contre les autres, donnent au testicule une apparence granuleuse et mûriforme (Voy. Pl. XXIX, fig. 1 et 2).

L'extrémité antérieure du canal déférent porte un certain nombre de ramuscules latéraux (six à huit) au sommet et sur les côtés desquels viennent s'implanter les ampoules ou capsules spermatiques. Cette disposition dichotomique du canal déférent et de ses ramuscules terminaux rappelle à peu près celle que nous avons vue dans un certain nombre de familles précédentes (Téléphorides, Clérides, etc.).

Les *canaux déférents* du *Corymbite æneus* sont longs, minces et sinueux. Leur longueur totale dépasse celle du corps de l'Insecte. Ils décrivent de nombreuses circonvolutions, s'élargissent à leur extrémité postérieure (Voy. Pl. XXIX, fig. 1), et vont déboucher à la base des glandes annexes externes (mésadénies), sur les parois latéro-dorsales de la partie antérieure du conduit éjaculateur.

Chez le *Corymbites latus*, chaque canal déférent se dirige en arrière, longe les parois rectales, s'élargit progressivement pour constituer la *vésicule séminale*, et va s'ouvrir à la base des glandes accessoires externes, à l'origine du conduit éjaculateur. Près de son point d'embouchure, le canal forme une dilatation ovoïde, contiguë avec le renflement similaire de son congénère du côté opposé (Voy. Pl. XXIX, fig. 2).

Glandes annexes. — Les divers Corymbites (*Corymbites æneus* et *C. latus*), sont pourvus de trois paires de glandes annexes (Voy. Pl. XXIX, fig. 1 et 2). La première paire (glandes tubuleuses) est située à la face supérieure de l'appareil génital. Elle est constituée par deux tubes cylindriques, dont le diamètre est à peu près le double de celui des canaux déférents. Leurs parois sont minces, transparentes, et leur contenu est clair, filant et muqueux. Ces glandes vont s'ouvrir en avant et à la base des canaux déférents.

La seconde paire de glandes annexes (ectadénies) est formée par deux tubes vésiculeux, larges, cylindriques et à extrémité recourbée en forme de corne de bélier ou de crochet. Leurs parois sont épaisses, transparentes, et leur cavité renferme un produit compact, jaunâtre, fortement concrété, se laissant difficilement couper, élastique et de consistance cornée.

La troisième paire, située au-dessous de la précédente, présente à peu près le même diamètre que cette dernière. Elle en diffère pourtant par la minceur de ses parois et par la nature de son contenu, qui est transparent, hyalin et muqueux. De plus, on trouve fréquemment vers sa base de nombreux faisceaux de spermatozoïdes, ce qui porterait à croire que cet organe joue à la fois le rôle de glande muqueuse et de réceptacle séminal (Voy. Pl. XXIX, fig. 1 et 2). On constate, en outre, à la face dorsale de l'extrémité postérieure de ces glandes, l'existence de deux cæcums qu'on peut considérer comme deux diverticules (1) glandulaires.

(1) Nous n'avons pas constaté l'existence de ces cæcums terminaux chez le *Corymbites latus* (Voy. Pl. XXVII, fig. 2). — L. B.

Le *conduit éjaculateur* est constitué par un gros tube cylindrique, peu sinueux, et présentant une longueur de 4 à 6 millimètres. Ses parois sont musculaires et recouvertes intérieurement d'une intima chitineuse. Il pénètre dans l'armure génitale et va s'ouvrir, à son extrémité, entre deux paires de pinces (Voy. Pl. XXIX, fig. 1).

L'*armure génitale* des Élatérides est peu compliquée et comprend, comme pièces principales : 1° une lamelle chitineuse supérieure convexe et échancrée en arrière, et 2° un étui pénial terminé postérieurement par deux paires de pinces entourant la partie terminale du conduit éjaculateur.

HISTOLOGIE

Silpha. — Une section transversale, passant par l'axe du testicule de la *Silpha opaca*, nous montre la disposition des ampoules spermatiques et la structure du réservoir central. Les ampoules, au nombre de quinze à vingt sur une coupe, sont sessiles, tronconiques, ou parfois même rectangulaires. Leur bord externe est large et légèrement convexe, tandis que leur extrémité interne est plus amincie et s'ouvre directement dans les ramifications latérales du réceptacle glandulaire. D'autre part, la portion antérieure du canal déférent située dans le testicule doit être considérée, par la structure de ses parois et la nature (spermatozoïdes) de son contenu, comme une véritable *vésicule séminale*.

Chaque testicule est entouré d'une membrane commune externe, sorte de tunique péritonéale, mince et plissée. Au-dessous d'elle, viennent les enveloppes propres à chacune des capsules ou glomérules testiculaires. Ces enveloppes sont formées principalement par quelques assises de fibrilles circulaires et envoient des prolongements constituant les cloisons latérales des glomérules.

La cavité interne de ces derniers comprend, dans la région pariétale, de nombreux groupes de spermatogonies, et, dans la région axiale, des faisceaux de spermatozoïdes.

Une coupe, perpendiculaire à l'axe, faite dans la partie médiane du canal déférent, nous présente, en allant du dehors en dedans : une membrane à fibres circulaires et longitudinales, une tunique basale très mince, et enfin un épithélium aplati, formé par des cellules cubiques à noyau sphérique central.

La paire externe des *glandes annexes* (mésadénies) affecte un caractère glandulaire très net (Voy. Pl. XXVIII, fig. 11). Ses parois sont minces et constituées par des fibres circulaires et longitudinales. Au-dessous de ces dernières vient la *tunica propria* supportant l'épithélium cylindrique interne, composé d'une assise unique de cellules allongées et à parois latérales peu nettes. Le cytoplasme est granuleux, vacuolaire, le noyau est ovale et situé vers la région externe de chaque élément. Le bord libre des cellules est recouvert d'un bourrelet de globules hyalins et sphériques, produits par la sécrétion épithéliale. De pareils globules se montrent, de même, par groupes, dans la cavité du tube glandulaire. A côté de ces globules se trouve un produit muqueux et aréolaire, fortement coloré par les réactifs.

Elater. — Nos recherches histologiques sur les glandes génitales mâles des Élatérides concernent tout spécialement l'*Elater pomorum* Herbst.

Une section transversale, passant par l'axe des *testicules*, nous montre très nettement la forme et la disposition des vésicules ou ampoules spermatiques (Voy. Pl. XXIX, fig. 5). Ces dernières sont libres, isolées les unes des autres et ne sont pas entourées par une membrane recouvrante externe commune. Elles affectent toutes la forme d'une massue renflée, arrondie à son extrémité externe et amincie du côté interne où elle se termine par un court pédicule allant généralement s'unir à un ou plusieurs de ses congénères, avant de s'aboucher directement à l'extrémité antérieure du canal déférent.

Chaque ampoule est entourée par une mince enveloppe, formée par quelques fibrilles circulaires. La paroi interne

est tapissée d'innombrables cellules génératrices des spermatozoïdes groupées en faisceaux. Ces spermatogonies, à divers stades d'évolution, sont généralement sphériques, à cytoplasme clair, hyalin, et à gros noyau central plurinucléolé (Voy. Pl. XXIX, fig. 5). Quant à la cavité de chaque ampoule, elle est complètement remplie de faisceaux de spermatozoïdes (*Fs.*).

Dans une section oblique, nous sommes parvenu à intéresser le canalicule ou pédicelle d'une ampoule. Ce conduit est entouré par une mince membrane externe, à fibres circulaires. A l'intérieur, l'épithélium est composé de hautes cellules cylindriques à cytoplasme sombre et finement granuleux vers la région centrale. Chaque cellule possède un gros noyau basilaire, intensivement coloré par les réactifs et pourvu de nombreux nucléoles.

Au fur et à mesure qu'on s'éloigne du testicule, on voit l'épithélium s'aplatir de plus en plus et devenir cubique vers la partie médiane du *canal déférent*. Une coupe, pratiquée un peu au-dessous de la glande séminale, nous montre des cellules encore cylindriques, mais moins hautes que dans les pédicules des ampoules (Voy. Pl. XXIX, fig. 6). Elles sont pourvues d'un cytoplasme granuleux et sombre vers la base, strié et parfois vacuolaire du côté interne. Les noyaux sont volumineux, sphériques et pourvus de plusieurs nucléoles. Le nucléoplasme est plus sombre, plus fortement coloré et plus granuleux que le reste du contenu cellulaire. Enfin, une membrane basale, très ténue, sert de support à l'assise épithéliale.

La structure des glandes *annexes externes* (mésadénies) (Voy. Pl. XXIX, fig. 6 et 7, *Gt.*) est tout à fait caractéristique par la forme et la disposition de l'épithélium interne. Une section faite dans la région médiane de l'organe se présente avec les couches suivantes :

1° Extérieurement, on trouve une membrane recouvrante formée par des faisceaux musculaires et obliques. Au-dessous de cette première enveloppe existe un très mince

ruban annulaire, constituant la membrane basale (*tunica propria*) supportant l'épithélium sécréteur.

2° Cet épithélium, à rebord interne sinueux, est formé par de hautes cellules cylindriques pourvues d'un noyau, très apparent et fortement coloré, situé vers la base de l'élément. Le cytoplasme cellulaire présente deux caractères fort différents suivant les régions. Extérieurement au noyau, il est transparent et hyalin, tandis que du côté interne il est granuleux et vacuolaire. Enfin, le bord libre des cellules est coiffé d'un globule muqueux, compact et intensivement coloré par les réactifs (Voy. Pl. XXIX, fig. 7). Ce globule est un produit de sécrétion cellulaire. Le lumen du canal glandulaire est rempli par un liquide parfois granuleux, peu compact, aréolaire et présentant de nombreux groupes de granules sphériques, de tout point semblables à ceux qui se trouvent sur le bord libre des cellules sécrétrices. Par la nature de leur produit d'élaboration et la structure de leur épithélium, les glandes annexes externes des *Elater* sont des organes à *sécrétion muqueuse ou glaireuse*. Bien que se trouvant, par leur partie terminale, en connexion étroite avec l'extrémité des canaux déférents, les glandes annexes externes ne présentent, dans leur cavité, aucune trace de spermatozoïdes (Voy. Pl. XXIX, fig. 1,2 *Gt* et 7) : leur fonction est donc purement sécrétrice, et le liquide provenant de leur activité physiologique doit avoir pour rôle de diluer le sperme.

Les *glandes annexes* internes (ectadénies) des Élatérides (Voy. Pl. XXIX, fig, 1 et 2, *Gi.2*, *Ga.2*) diffèrent des externes, non seulement par leur structure, mais surtout par la nature de leur contenu. De plus, elles présentent le caractère spécial de déboucher directement à l'extrémité antérieure du conduit éjaculateur.

L'enveloppe glandulaire est une membrane mince, à fibres circulaires et obliques, au-dessous de laquelle se trouve une tunique basilaire, de nature conjonctive, supportant l'épithélium interne. Ce dernier ne comprend qu'une seule

assise de longues cellules cylindriques, très étroites, à noyaux ovales placés à des hauteurs différentes. Le cytoplasme, granuleux dans la région périnucléaire, est au contraire fibrillaire du côté interne.

Le contenu de la glande est hyalin, transparent et compact vers le centre, de couleur jaunâtre et de consistance cornée à la périphérie. Il forme un massif concrété par l'action de l'alcool, dur, élastique et pouvant s'enlever tout d'une pièce quand on pratique une section dans les parois de l'organe,

Conduit éjaculateur (Voy. Pl. XXIX, fig. 9). — Le conduit éjaculateur des Élatérides est pourvu d'une très épaisse enveloppe musculaire, tandis que le lumen central est irrégulier et fort étroit. Sa forme est parfois allongée et parfois triangulaire ou sphérique.

La membrane recouvrante externe comprend des faisceaux circulaires au-dessous desquels se trouvent quelques assises obliques. Viennent ensuite les muscles longitudinaux, très caractéristiques et très apparents sur toutes les coupes faites en des régions les plus diverses du conduit (*Elater sanguinolentus*).

L'*assise épithéliale chitinogène* interne repose sur une très mince membrane basale, de nature conjonctive. L'épithélium est composé de cellules cylindriques à parois latérales peu apparentes, mais à noyaux ovales très nets. Le rebord interne cellulaire se continue, par transitions insensibles, avec l'*assise chitinogène*. Cette dernière est dure, hyaline et présente quelques denticulations, dont trois sont très caractéristiques. Elles sont coniques, à large base et à sommet aminci et acéré. Leur présence est à peu près constante sur toute la longueur du tube et aux deux extrémités d'un même diamètre du lumen interne.

RÉSUMÉ

Coléoptères à testicules composés et disposés en grappes.

Les Coléoptères à *testicules composés et disposés en grappes* appartiennent aux familles suivantes : *Tenebrionidæ*, *Staphylinidæ*, *Silphidæ*, *Coccinellidæ*, *Hydrophilidæ*, *Cantharididæ*, *Cleridæ*, *Elateridæ*, etc. Chez toutes ces espèces, les testicules présentent la forme, tantôt de grappe simple ou épi (Staphylinides, Hydrophylides), tantôt de grappe composée (Coccinellides, Silphides, Clérides, etc.). Ces organes sont toujours pairs (un de chaque côté du corps) et ont la forme de masses ovoïdes ou sphériques, à surface externe irrégulière, granuleuse et mûriforme. Chacun d'eux comprend un grand nombre d'ampoules cylindro-coniques, élargies et arrondies extérieurement, sessiles ou pédicellées, et s'ouvrant directement dans un réservoir central cylindrique (Hydrophilides, Staphylinides), ou bien à l'extrémité des ramifications latérales de ce dernier. Chez les Clérides, les ampoules ou utricules spermatiques sont ovales, tubuleuses, à extrémité distale allongée et filiforme.

Les *canaux déférents* sont allongés, cylindriques, sinueux, parfois pelotonnés et généralement dilatés à leur partie terminale pour constituer les *réceptacles séminaux*.

Les *glandes annexes*, au nombre de deux ou de trois paires (Coccinellides, Clérides), présentent entre elles de grandes variétés morphologiques. Les unes (mésadénies) sont allongées, tubuleuses, parfois renflées, pelotonnées et presque toujours en rapport, par leur partie terminale, avec l'extrémité correspondante du canal déférent ; les autres (ectadénies), au contraire, sont généralement courtes, élargies, vésiculeuses, recourbées en crochet à leur extrémité libre (Elatérides, Clérides, etc.) et vont s'ouvrir directement à l'extrémité antérieure du conduit éjaculateur.

Le *conduit éjaculateur* affecte, dans le groupe des Coléo-

ptères qui nous occupe, une forme variant d'une famille à l'autre. Il est généralement cylindrique, assez court, peu sinueux et dilaté à son extrémité antérieure (Ténébrionides, Clérides, Coccinellides, etc.).

Voir les chapitres I et IV, pour la structure histologique des glandes génitales mâles des Coléoptères à testicules en grappes.

CONCLUSIONS

De l'ensemble de nos recherches sur deux cents espèces environ appartenant à presque toutes les familles de l'ordre des Coléoptères, il résulte que les *glandes génitales mâles* de ces Insectes, malgré leur prodigieuse polymorphie, leur complexité apparente et les formes variées qu'affectent les testicules, les glandes annexes et les conduits éjaculateurs, peuvent néanmoins se ramener à *deux formes* types fondamentales, autour desquelles nous avons groupé toutes les autres, si différentes et si variables au premier abord.

D'autre part, cette extraordinaire variété morphologique qu'offrent les organes générateurs mâles ne présente pas une importance capitale au point de vue de la classification, car on rencontre parfois des différences assez considérables chez des Insectes qui ont entre eux certaines affinités et appartiennent à une même famille. Pourtant, dans la grande majorité des cas, les testicules présentent, chez les espèces du même groupe, à peu près partout la même structure, et les différences ne sont surtout sensibles que pour les autres parties de l'appareil génital, telles que les glandes annexes, les canaux déférents, le conduit éjaculateur, etc.

Nous avons donc réuni les formes multiples que présentent les glandes reproductrices mâles des Coléoptères en *deux types* primordiaux, relativement simples, autour desquels nous avons groupé, malgré leur apparente complexité, toutes les autres formes. Cette façon de procéder

nous a fait réunir des familles parfois assez éloignées les unes des autres.

Les deux types primordiaux auxquels nous nous sommes arrêté dans notre étude d'anatomie comparative, sont compris dans les deux séries suivantes :

Première série. — *Coléoptères à testicules simples et tubuleux.*

Deuxième série. — *Coléoptères à testicules composés.*

PREMIÈRE SÉRIE

Dans cette première série, comprenant les *Carabidæ*, les *Cicindelidæ*, les *Dytiscidæ*, etc., l'appareil génital mâle présente, dans son ensemble, une forme essentiellement simple et primitive. Les *testicules* sont formés par deux tubes cylindriques, plus ou moins sinueux et pelotonnés. C'est surtout à leur *extrémité terminale* que se forment les spermatozoïdes, tandis que la partie distale, plus ou moins élargie, joue le rôle de vésicule ou réceptacle séminal.

L'extrémité cæcale glandulaire forme, chez toutes les espèces, un peloton assez volumineux (*Carabinæ*, *Harpalinæ*, *Brachininæ*, etc.).

Les *vésicules séminales* sont très apparentes, pelotonnées et renflées chez les *Brachinus*, *Dytiscus*, *Harpalus*, etc. ; chez les autres espèces, la dilatation vésiculaire du canal déférent est moins apparente.

Dans tous les genres appartenant à cette première série, sauf chez les *Nebria*, les canaux déférents vont s'aboucher directement dans les glandes annexes, en des points plus ou moins éloignés de l'extrémité antérieure du conduit éjaculateur.

Les tubes testiculaires, les canaux déférents et les vésicules séminales dépassent, dans leur complète extension, une ou plusieurs fois la longueur totale du corps de l'Insecte.

Les *glandes accessoires* ou *annexes* (ectadénies) sont partout simples ou tubuleuses. Elles présentent néanmoins deux

dispositions anatomiques bien tranchées. Chez les *Carabinæ*, les *Dytiscidæ*, etc., elles sont cylindriques, allongées, sinueuses et parfois pelotonnées. Chez la plupart des *Harpalinæ*, chez les *Brachininæ*, et surtout chez les *Feroniinæ* et

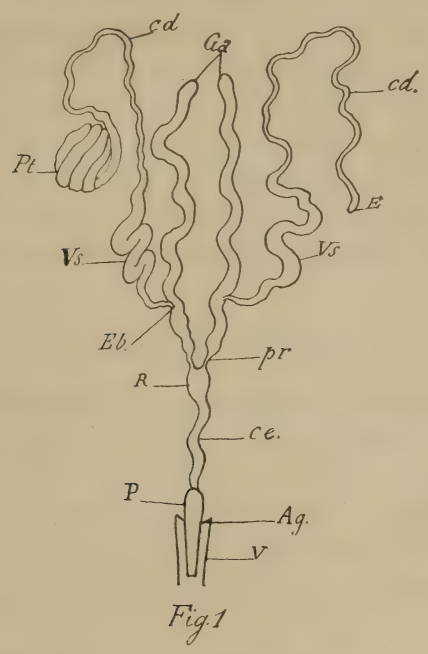


Fig. 1. — Schéma général des glandes génitales mâles des Coléoptères à testicules simples et tubuleux. *Pt*, peloton testiculaire ; *E*, extrémité libre et arrondie du testicule ; c'est vers l'extrémité initiale que se forment les spermatozoïdes ; *Cd*, canal déférent, renflé vers sa partie terminale pour former les vésicules séminales *Vs* ; *Ga*, glandes annexes ou accessoires (ectadénies), larges, cylindriques, sinueuses et recevant les canaux déférents en *Eb* ; *pr*, portion rétrécie des glandes annexes ; *ce*, conduit éjaculateur, renflé à sa partie initiale *R* ; *Ag*, armure génitale, comprenant le pénis *P* et un ensemble de pièces chitineuses recouvrantes latérales, valves ou paramères *V*.

les *Cicindelidæ*, elles sont larges, vésiculeuses et à extrémité libre recourbée en crochet. Celles des *Cicindelidæ* présentent deux parties bien nettes : l'une antérieure cylindrique, et l'autre, postérieure, large et sacciforme. Elles reçoivent, vers leur extrémité proximale, la partie terminale des canaux déférents correspondants. De plus, avant leur point de convergence, ces glandes se rétrécissent généralement

(*Carabus*, *Brachinus*, *Broscus*, *Platynus*, *Cicindelidæ*, etc.). Les glandes annexes des Nébries font exception à la règle générale et se fusionnent en un tube très court avant de recevoir les extrémités des canaux déférents.

Les *conduits éjaculateurs* sont impairs, courts, cylindriques et peu sinueux. Chez certaines espèces, *Cicindelidæ*, *Ophonus*, etc.), ils présentent un petit renflement ovoïde initial. L'extrémité postérieure du conduit pénètre dans l'axe du pénis, au milieu de l'armure génitale. Cette dernière est assez variable suivant les familles. (Pour l'anatomie des glandes génitales mâles des Coléoptères à testicules tubuleux, voyez la figure schématique 1.)

DEUXIÈME SÉRIE

La deuxième série comprend les *Coléoptères à testicules composés et formés d'ampoules ou utricules spermatiques multiples.*

Cette seconde série est susceptible de deux subdivisions suivant que les testicules sont fasciculés ou disposés en grappes.

A. — *Coléoptères à testicules composés et fasciculés.*

Les Coléoptères compris dans ce groupe, c'est-à-dire ceux dont les lobes testiculaires sont fasciculés ou composés d'un ensemble de tubes courts, tronconiques ou en forme de massue allant déboucher à l'extrémité des canalicules déférents, appartiennent aux familles ou tribus suivantes : *Aphodiinæ*, *Copriinæ*, *Geotrupinæ*, *Melolonthinæ*, *Rutelinæ*, *Lucanidæ*, *Cetoninæ*, *Chrysomelidæ* (sauf quelques genres), *Curculionidæ*, *Cerambycidæ*, etc.).

Chez toutes ces espèces, les testicules sont pairs et composés chacun d'un certain nombre de lobes sphériques de grosseur variable, et dont le nombre est compris, pour chaque glande, entre deux (plusieurs *Chrysomelidæ*, *Curculio-*

nidæ, *Judolia*, *Cerambyx*, *Leptura*, *Strangalia*, etc.) et douze (*Lamia*, *Cetonia*, etc.). Ils sont sphériques, ovales ou discoïdaux et formés d'une ou plusieurs séries d'ampoules (ou utricules) spermatiques. Certaines de ces dernières sont tronconiques, en forme de massue, parfois même lamelleuses ou disposées en feuillets (*Cerambycidæ*). Quels que soient leur forme, leur nombre (cinquante à cent vingt), elles vont toujours s'ouvrir directement dans une sorte de réceptacle situé vers la région centrale de chaque lobe, d'où part un très court canalicule efférent.

Ces *canalicules* sont grêles, filiformes, parfois sinueux, et vont déboucher soit au sommet (*Lucanidæ*, la plupart des *Scarabeidæ* et des *Cerambycidæ*), soit sur les côtés de la partie antérieure du canal déférent proprement dit (*Cetonia*, *Lamia*, etc.).

Les *canaux déférents* sont cylindriques et renflés, au cours de leur trajet, pour constituer les *vésicules séminales*. Ces dernières sont peu apparentes chez les *Aphodiinæ*, les *Chrysomelidæ*, quelques *Longicornes*, mais sont très nettes chez les *Geotrupinæ*, *Cetoninæ*, etc...

Chez certains *Curculionides*, elles sont courtes, élargies et sacciformes.

Les *glandes annexes* ou *accessoires* sont paires, sauf chez les *Cetonia* qui en possèdent *six*. Elles reçoivent les canaux déférents vers leur tiers postérieur (*Aphodiinæ*, *Chrysomelidæ*, etc.) ou bien tout à fait à leur extrémité terminale, presque à leur point de confluence avec le conduit éjaculateur. Souvent même, les deux orifices sont nettement séparés. Ces glandes sont généralement cylindriques et sinueuses, parfois courtes, atrophiées et vésiculeuses (*Lepturinæ*), simples ou bifides (*Cerambycinæ*, *Lamiinæ*).

Le *conduit éjaculateur* est un tube cylindrique, plus ou moins allongé, sinueux et rarement pelotonné. Il présente, chez presque toutes les espèces, un renflement vésiculeux, de forme et de volume très variables et occupant des situations différentes suivant les individus. Cette dilatation n'est

due uniquement qu'à l'épaississement des parois du tube. Le conduit, primitivement pair, provient de la fusion de deux canaux (Voy. la figure demi-schématique 2).

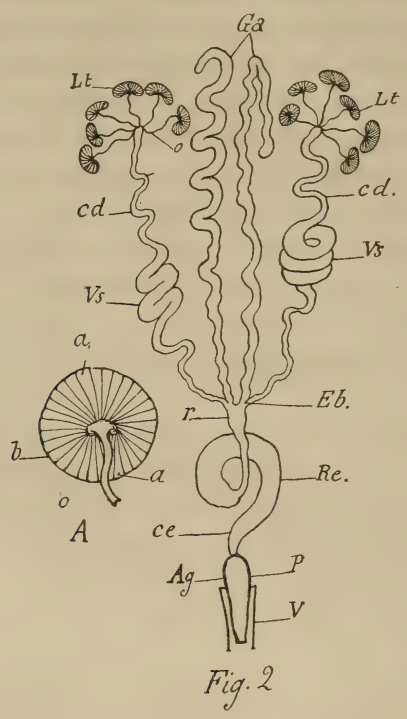


Fig. 2. — Ensemble de l'appareil génital mâle des Coléoptères à testicules composés et fasciculés (figure demi-schématique concernant l'*Oxythyrea*). *Lt*, capsules ou lobules testiculaires; A, un des lobules testiculaires, représenté à part, avec son enveloppe commune *b*, ses ampoules spermatiques *a* et son canalicule déférent *o*; *cd*, canal déférent, dilaté vers son milieu pour former les vésicules séminales *Vs*; *Ga*, glandes annexes (ectadénies), se fusionnant presque toujours en *Eb* avec l'extrémité terminale des canaux déférents; *ce*, conduit éjaculateur, avec sa légère dilatation antérieure *r* et son renflement cylindrique ou vésiculiforme *Re*; *Ag*, armure génitale.

Quand les *canaux déférents* sont courts, peu développés et que les vésicules séminales sont à peine accusées, les *glandes annexes* sont généralement volumineuses, allongées et présentent, presque toujours, une dilatation vésiculiforme au-dessous du point de convergence des canaux déférents (*Aphodius*, *Copris*, etc.).

Chez les *Geotrupes*, au contraire, les canaux déférents sont très développés, glandulaires, et les *vésicules séminales* volumineuses ; aussi ne constate-t-on pas de renflement anormal des *glandes annexes*, et les canaux déférents s'abouchent dans ces dernières à peu de distance du conduit éjaculateur.

Les canaux déférents ne vont pas toujours s'ouvrir dans les glandes annexes (*Nebria*, *Lucanidæ*, *Anisoplia*, *Cetoninæ*, etc.); ils débouchent parfois à l'extrémité latéro-antérieure du conduit éjaculateur, tout près de l'orifice des glandes accessoires.

B. — *Coléoptères à testicules composés et disposés en grappes.*

Dans cette section se rangent les Coléoptères appartenant aux familles suivantes : *Tenebrionidæ*, *Staphylinidæ*, *Hydrophilidæ*, *Silphidæ*, *Coccinellidæ*, *Cantharididæ*, *Cleridæ*, *Elateridæ*, etc. Parfois, la grappe testiculaire est simple (épi) et formée d'un petit nombre de capsules s'ouvrant à l'extrémité antérieure du canal déférent ; d'autres fois, la grappe, également simple, simule aussi la forme d'un épi et comprend un réceptacle tubuleux central, dans lequel viennent déboucher une multitude de petites *ampoules spermatiques* sessiles (*Staphylinidæ*, *Hydrophilidæ*, etc.). Mais, dans la majorité des cas, la grappe est composée et présente un conduit médian, portant latéralement des ramifications (ou tubercules) très courtes, sur lesquelles débouchent des vésicules ou ampoules spermatiques sessiles ou faiblement pédicellées (*Timarcha*, *Silphidæ*, *Coccinellidæ*, *Cleridæ*, etc.).

Les *canaux déférents* sont généralement courts et se dilatent vers leur région postérieure pour former les *vésicules séminales*. Chez les *Coccinellidæ*, la dilatation réceptaculaire, large et sacciforme, est particulièrement caractéristique.

Le nombre des *glandes annexes* ou *accessoires* dépasse toujours deux paires, contrairement à ce qui existe chez les espèces des sections et séries précédentes. Les *Tenebrionidæ*,

les *Staphilinidæ*, les *Silphidæ*, les *Telephoridæ*, etc., en ont deux paires ; tandis qu'on en compte trois chez les *Coccinellidæ*, les *Elateridæ*, les *Cantharididæ*, etc., et quatre paires chez les *Cleridæ*, etc.

Parmi ces organes, les uns sont en rapport avec l'extrémité terminale des canaux déférents, tandis que d'autres s'ouvrent directement à la partie initiale antérieure, plus ou moins dilatée, du conduit éjaculateur. Ces glandes sont généralement cylindriques, allongées et sinueuses. Cependant elles se présentent parfois sous la forme de vésicules ovoïdes, plus ou moins atrophiées (*Timarcha*, *Staphylinus*, etc.), ou de tubes sacciformes, à configuration très variable (*Clerus*, *Elater*, *Athous*, *Corymbites*, etc.).

Le contenu glandulaire est un liquide souvent gluant, muqueux, transparent, hyalin; parfois aussi, il se concrète en une masse dure, cornée, élastique, de couleur jaunâtre ou rougeâtre (*Cleridæ*). Ce produit de sécrétion a, sans doute, pour fonction de diluer la sperme et doit jouer un rôle physiologique au moment de la copulation (Voy. la figure schématique 3).

La *structure histologique* des diverses parties de l'appareil génital mâle des Coléoptères est assez simple. Les glandes annexes sont pourvues extérieurement d'une enveloppe mince et transparente, formée de faisceaux musculaires circulaires et longitudinaux, au-dessous desquels vient une membrane basilaire (tunique propre), supportant l'épithélium interne formé d'une assise unique de cellules cylindriques.

Les glandes annexes, quels que soient leur nombre, leur forme, leur situation et leur mode d'embouchure, ne présentent jamais de *membrane chitineuse interne*.

Le *conduit éjaculateur* est entouré d'un puissant et épais manchon externe, formé de faisceaux musculaires circulaires et longitudinaux. On trouve rarement des fibres obliques. Il est recouvert intérieurement par une très mince membrane basilaire, de nature conjonctive. C'est sur cette der-

nière que repose l'assise épithéliale chitinogène, composée de cellules allongées, cylindriques, ou parfois rectangulaires, aplaties ou cubiques. Le lumen central, très étroit,

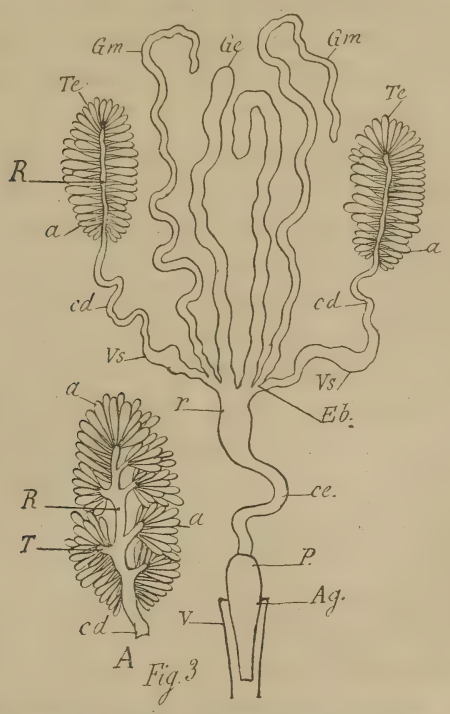


Fig. 3. — Schéma général d'appareil génital mâle des Coléoptères à testicules composés et disposés en grappes. Dans cette deuxième série du second groupe, le nombre des glandes annexes est égal ou supérieur à deux paires. *Te*, testicule en grappe, formée d'une série d'ampoules ou vésicules spermatiques *a*, sessiles ou faiblement pédicellées, s'ouvrant directement dans le réservoir collecteur central *R* ; *cd*, canal déférent avec son renflement formant la vésicule séminale *Vs* ; *Ge*, glandes annexes (ectadénies), débouchant directement à l'extrémité antérieure évasée *r* du conduit éjaculateur *ce* ; *Gm*, glandes annexes (mésadénies) allongées, sinueuses, cylindriques, parfois pelotonnées et généralement en rapport, en *Eb*, avec l'extrémité terminale du canal déférent ; *Ag*, armure génitale. A, testicule disposé en grappe composée (figure demi-schématique). *R*, réservoir collecteur central, avec ses ramifications ou tubercules latéraux *T* et ses ampoules spermatiques *a*, généralement pourvues de courts pédicules.

présentant en section une forme allongée, ovale ou circulaire à contours généralement irréguliers, est entouré par une *intima chitineuse*, à bord libre lisse ou portant des soies, des denticulations ou des piquants cornés.

On constate assez souvent, dans la cavité du conduit éjaculateur, un bourrelet longitudinal, indice de son origine primitivement paire.

Le renflement vésiculaire, qu'on observe presque toujours sur le trajet du conduit éjaculateur, est dû à l'épaississement de ses parois musculaires et non à une dilatation de sa lumière interne.

Par l'examen de nombreuses coupes (Voy. 1re partie, chap. III; 2e partie, série 1re, chap. III, et série 2e, chap. IV), on constate que le bord libre de l'épithélium chitinogène disparaît parfois et qu'on peut passer, par des transitions insensibles, de la région interne des cellules (région située du côté de la cavité) à la membrane chitineuse.

Par conséquent, l'*intima chitineuse* n'est pas un produit de sécrétion cellulaire, comme on pourrait le croire, mais bien une différenciation de la région cytoplasmique interne de l'assise chitinogène. (Pour de plus amples détails histologiques, voyez les chapitres cités ci-dessus.)

Le *conduit éjaculateur*, malgré son apparence impaire, a cependant une origine primitivement double, ainsi qu'en témoignent : 1° le bourrelet longitudinal interne qu'on y observe parfois et 2° l'existence des conduits longs, sinueux et libres sur la presque totalité de leur parcours qui ont persisté encore chez quelques Longicornes (*Lamia*, *Batocera*, etc.).

Les *glandes accessoires*, *vésicules séminales*, *canaux déférents*, etc., augmentent considérablement de volume à l'époque de l'activité génitale.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1669. Malpighi, *Dissertatio epistolica de Bombyce*, 1669.

1737. J. Swammerdam, *Biblia naturæ sive historia Insectorum*. Leyde, 1737. (L'ouvrage avait été écrit vers 1669.)

1792. Hunter, *Observations on Bees*. Philosoph. Transact., 1792.

1815. Herold, *Entwickelungsgeschichte der Schmetterlinge*, 1815.

1815. Gaede, *Beiträge zur Anatomie der Insecten*, 1815.

1820. Hegetschweiler, *Dissertatio Inaug. Zootomica de Insectorum genitalibus*. Turici, 1820.

1821. Herrich-Schaffer, *De generatione Insectorum. Inaug. Dissert.* Rastisbonne.

1824. V. Audouin, *Recherches anatomiques sur la femelle du Drile jaunâtre et sur le mâle de cette espèce*. Ann. des Sc. nat., 1824, t. II, p. 443.

1826. V. Audouin, *Recherches pour servir à l'histoire naturelle des Cantharides*. Acad. des Sc., 3 sept. 1826.

1825. Léon Dufour, *Recherches anatomiques sur les organes de la génération des Carabiques et de plusieurs autres insectes Coléoptères*. Ann. des Sc. nat., t. VI, p. 150 et suiv., 1825.

1828. Straus-Durheim, *Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés, auxquelles on a joint l'anatomie descriptive du Melolontha vulgaris* (Hanneton). In-4e, 1828.

1828. Suckow, *Geschlechtsorgane der Insekten*. Heuzinger's Zeitsch. für organ. Physik. II.

1832. Burmeister, *Handbuch der Entomologie*. I. Berlin.

1839. Gené, *Mémoire pour servir à l'histoire naturelle des Cryptocéphales et des Clytres*. Ann. des Sc. nat., t. XX, 1839.

1845. C.-Th. v. Siebold, *Ueber die Spermatozoen der Locustinen*. Nov. Act. Acad. Cæs. Leop. Car., vol. XXI, p. 251.

1847. Stein, *Vergleichende Anatomie und Physiol. der Insecten*. Berlin.

1849. Ormancey, *Recherches sur l'étui pénial considéré comme limite de l'espèce chez les Coléoptères*. Ann. des Sc. nat., Zool., 3e série, t. XII, 1849.

1849-53. H. de Lacaze-Duthiers, *Recherches sur l'armure génitale des Insectes*. Ann. des Sc. nat., Zool., 3e série, 1849, 1850, 1852, 1853, t. XII, XIV, XIX.

1857. Al. Laboulbène, *Recherches sur les appareils de la digestion et de la reproduction du Buprestis (Anthaxia) manca* L. Archives entomologiques de Thomson, t. I, p. 204, pl. XII, 1857.

1858. Sirodot, *Recherches sur la sécrétion des Insectes*. Ann. des Sc. nat., 4e série, t. X, p. 141.

1859. F. Leydig, *Zur Anatomie der Insecten*. Arch. für Anatomie, 1859.

1860. Ch. Roussel, *Recherches sur les organes génitaux des Insectes Coléoptères de la famille des Scarabéides*. C. R. Acad. des Sc., t. L, p. 158, 1860.

1866. Metschnikoff, *Embryol. studien an Insecten.* Zeitsch. f. Wiss. Zool., Bd XVI, 1866.

1868. Ch. Lespes, *Recherches anatomiques sur quelques Coléoptères aveugles.* Ann. des Sc. nat., Zool., 5e série, t. IX, 1868, p. 63-71, 1 pl.

1869. Balbiani, *Mémoire sur la génération des Aphides. Développement des spermatozoïdes.* Ann. des Sc. nat., Zool., t. XI, 1869.

1870. H. Milne-Edwards, *Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée,* t. IX, p. 166, 1870.

1874. Lubbock, *Origin and Metamorphoses of Insects*, 1874.

1877. M. Régimbart, *Recherches sur les organes copulateurs et sur les fonctions génitales dans le genre Dytiscus.* Ann. Soc. entomolog. de France, t. XLVI, p. 263, 1877.

1880. Minot, *Histology of the Locust and Criquet.* Second Report of the United Stades entomol. Commission, p. 183.

1881. G. Kraatz, *Ueber die Wichtigkeit der Unters. des männlichen Begattungsgliedes der Käfer f. system. u. Artunterscheidung.* In Deutsche Entom. Zeitung, p. 113-126, 1881.

1882. F. Nusbaum, *Zur Entwick. der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insekten.* Zool. Anzeiger, 1882, p. 637-643.

1882. Berlese, *Ricer. sugli organi genitali degli Ortotteri.* Atti della R. Acad. dei Lincei, 3e série, vol. XI, 1882.

1884. F.-A. Palmen, *Ueber paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insecten*, mit 5 Tafeln.

1884. G. Gilson, *Étude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes.* La cellule, t. I, 1884.

1885. Balbiani, *Contribution à l'étude de la formation des organes sexuels chez les Insectes.* Recueil Zool. suisse, t. II, 1885.

1886-87. H. Beauregard, *Recherches sur les Insectes vésicants.* Journ. de l'Anatomie et de la Physiologie, 1886, p. 524-546, et 1887, p. 124 à 144, avec planches.

1886. La Valette Saint-George, *Spermatologische Beiträge, Zweite Mittheil. Blatta germanica.* Arch. f. Mikros. Anat.. Bd XXVII. 1886.

1886. La Vallette Saint-George, *Spermatologische Beiträge, Vierte Mittheil. Phratora vitellinæ.* Arch. f. Mikros. Anat., Bd XXVIII, 1886.

1886. L.-C. Miall et Al. Denny, *The structure and live-history of the Cockroach (Periplaneta orientalis).*

1889. Wœltzkow, *Melolontha vulgaris. Ein Beitrag zur Entwickelung im Ei bei Insecten.* Arbeit Zool. zoot. Inst. Wurzburg., 1889.

1889. Heider, *Die Embryonalentwickelung von Hydrophilus piceus.* Iena, 1889.

1890. E. Ballowitz, *Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen,* etc. *Die Spermatozoen der Insekten* (I, *Coleopteren*). Zeitsch. f. Wiss. Zool., p. 50. 1890.

1892. P. Blatter, *Sur l'histologie des organes annexes de l'appareil mâle chez la Periplaneta orientalis.* C. R. Acad. des Sc., déc. 1892.

1893. L. Auerbach, *Ueber merkwürdige Vorgänge am Sperma von Dytiscus marginalis.* Sitzungeber. d. K. preus. Akad, d. Wiss., t. XVI, 1893.

1893. Edmond Perrier, *Traité de Zoologie.* p. 1196 et suiv.

1893. C. Verhœff, *Vergleichende Unters. über die Abdominalsegmente und die Kopulationsorgane der männlichen Coleopteren,* etc... In Deutsche Entomol. Zeitschr., 1893, p. 113-170, 4 Taf.

1894. C. Vogt et Yung, *Traité d'Anatomie comparée pratique*, t. II, p. 135.

1894. K. Escherich, *Anatomische studien über das männliche Genitalsystem der Coleopteren.* Zeits. f. Wiss. Zool., t. LVII, 1894.

1895. R. Heymons, *Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren.* Iena, 1895.

1895. L. Bordas, *Appareil génital mâle des Hyménoptères.* Ann. des Sc. nat., Zool., 7e série, t. XX, p. 103-184, pl. VI-XI, 1895.

1896. R. Heymons, *Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden.* Abhand. Akad. Wiss. Berlin, 1896.

1896. A. Fénard, *Recherches sur les organes complémentaires internes de l'appareil génital des Orthoptères.* Thèse de doctorat.

1897. R. Heymons, *Entwicklungs. Untersu. an Lepisma saccharina.* Zeitsch. für Wiss. Zool., LXII, 1897.

1897. P. Blatter, *Étude sur la structure histologique des glandes annexes de l'appareil mâle de l'Hydrophile.* Arch. d'Anatomie microscopique, t. I, fasc. III, 1897.

1898. A. Lécaillon, *Recherches sur l'œuf et sur le développement de l'embryon de quelques Chrysomélides.* Thèse de doctorat ès Sciences nat., 1898.

1898. Tichomirow, *Anatomie des Insectenhodens.* Zool. Anz., n° 575, 1898.

1899. E. Verson, *Sull'ufficio della cellola gigante nei follicoli testicolari degli Insetti.* Atti del R. Istituto Veneto di Sci. let. ed arti, t. LVII, 1898. Podova, 1899.

1898. L. Bordas, *Contribution à l'étude des organes reproducteurs mâles des Coléoptères* (*Glandes génitales mâles des Cleridæ*). Ann. de la Soc. entom. de France, 4e trim., 1898, 15 p. et 1 pl.

1899. L. Bordas, *Recherches anatomiques et histologiques sur les organes générateurs mâles des Chrysomelidæ.* Journ. de l'Anat. et de la Physiol., n° 4, 1899, 20 p. et 2 pl.

1889. L. Bordas, *Étude des glandes génératrices mâles des Chrysomélides*, Bull. Mus. d'Hist. nat., n° 6, 1899.

1899. L. Bordas, *Recherches sur les organes génitaux mâles de quelques Cerambycidæ.* Ann. de la Soc. entomol. de France, 1899, vol. LXVIII, 3e trimestre, 15 p. et 1 pl.

1899. L. Bordas, *Étude comparée des organes reproducteurs mâles des Coléoptères.* Congrès de Boulogne de l'Association française pour l'avancement des Sciences, 20 sept. 1899.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE XIX.

Glandes génitales mâles des Cicindelidæ et des Carabidæ.

Fig. 1. — Ensemble de l'appareil génital mâle de *Cicindela sylvatica* L. — *T*, testicules tubuleux, entortillés et formant un volumineux peloton. La portion médiane *V*, légèrement dilatée, joue le rôle de *vésicule séminale* et renferme de nombreux faisceaux de spermatozoïdes; quant à l'extrémité terminale *m*, de couleur jaunâtre, elle est plus étroite que la précédente; *c.d.*, canal déférent; *G.a.*, extrémité libre, amincie, des glandes annexes (*ectadénies*); *R*, portion renflée de ces mêmes glandes; *b*, extrémité postérieure amincie des glandes annexes; *c.e.*, conduit éjaculateur; *A.g.*, armure copulatrice, comprenant, suivant son axe, le pénis *P*, la gaine péniale *G.p.*, l'arc supérieur *a.s.* et l'arc inférieur *a.i.*

Fig. 2. — Portion terminale des glandes génitales mâles de *Cicindela campestris* L. — *G.a.* et *R*, glandes annexes (portion amincie et portion renflée); *c.d.*, canaux déférents; *c.e.*, conduit éjaculateur; *A.g.*, armure génitale et arc supérieur *a.s.*

Fig. 3. — Ensemble de l'appareil génital mâle du *Carabus nemoralis* L. — *T*, testicules tubuleux et pelotonnés; *c.d.*, canal déférent: *R*, renflement du canal déférent jouant le rôle de vésicule séminale; *G.a.*, glandes annexes (*ectadénies*), en forme de longs tubes cylindriques; *p*, portion rétrécie de l'extrémité postérieure des glandes accessoires; *c.e.*, conduit éjaculateur; *M*, faisceaux musculaires situés à la base de l'armure génitale *A.g.*; *b.c.d.*, diverses pièces chitineuses constituant l'étui pénial; *a*, pièce chitineuse formée de deux branches disposées en forme de V renversé.

Fig. 4. — Ensemble de l'armure génitale de la *Nebria* (vue de profil). — *c.e.*, canal éjaculateur s'ouvrant à l'extrémité *a* de l'armure; *m*, étui pénial; *n*, valve.

Fig. 5. — Appareil génital mâle de la *Nebria cursor* Müll. — *T*, testicules formant deux volumineux pelotons ovoïdes; *R*, partie renflée du canal déférent *c.d.* jouant le rôle de vésicule séminale; *G.a.*, glandes annexes (ectadénies), fusionnées à leur extrémité inférieure *a*; *c.e.*, conduit éjaculateur; *A.g.*, armure génitale, comprenant le pénis *m* et *p* et deux valves, *n*.

Fig. 6. — Glandes génitales mâles de l'*Harpalus aeneus*. — *T*, testicules tubuleux et pelotonnés; *c.d.*, canaux déférents; *V*, renflement des canaux déférents constituant les réceptacles séminaux; *G.a*, glandes accessoires (ectadénies) et leur partie terminale rétrécie *c.o.*; *c.e.*, conduit éjaculateur. L'armure copulatrice n'a pas été représentée.

Fig. 7. — Portion renflée de l'extrémité antérieure du conduit éjaculateur (*Ophonus ruficornis*). — *c.m.*, extrémité terminale du conduit commun

aux glandes annexes et au canal déférent; *E.c.*, partie renflée du conduit éjaculateur, avec fossette *F* à sa face supérieure. Cette fossette est bordée d'un croissant aplati, de couleur jaunâtre, pourvu de nombreuses stries rayonnantes *s*.

Fig. 8. — Armure génitale mâle de l'*Ophonus ruficornis* Fabr. — *c.e.*, conduit éjaculateur; *a*, partie antérieure de l'armure; *b*, lamelles foliacées, situées à la base de l'organe copulateur; *c*, gaine du pénis; *o*. orifice génital.

Fig. 9. — Section transversale faite vers l'extrémité antérieure du peloton testiculaire de *Nebria cursor*. On n'a représenté que la section de deux tubes entortillés. — *G.p.*, enveloppe externe commune; *E*, membrane recouvrante du canal testiculaire; *Sp* et *Sp.1*, faisceaux de spermatozoïdes vus de profil et en section. On n'a représenté que quelques faisceaux quoique la cavité en soit complètement remplie.

Fig. 10. — Section transversale faite à travers un tube testiculaire (*Broscus cephalotes*). — *E*, enveloppe testiculaire envoyant des prolongements en *cl*; *S.p.*, cellules génératrices des spermatozoïdes ou spermatogonies, en voie d'évolution. Contrairement à ce qui existe dans la coupe précédente, nous n'avons ici nulle trace de spermatozoïdes libres.

PLANCHE XX.

Glandes génitales mâles des Carabidæ.

Fig. 1. — Ensemble des glandes génitales mâles de l'*Ophonus griseus*. — *T*, testicules tubuleux groupés en peloton; *c.d.*, canal déférent; *r.v.*, portion du canal déférent recourbée en vrille; *R*, portion dilatée du canal déférent jouant le rôle de *vésicule séminale; G.a.*, glandes accessoires (*ectadénies*) dont l'extrémité est recourbée en forme de corne de bélier; *m*, portion terminale commune aux ectadénies et aux canaux déférents; *R.i.*, renflement du conduit éjaculateur *c.e.*, avec fossette *F*; *p*, extrémité terminale du conduit éjaculateur.

Fig. 2. — Glandes reproductrices ♂ du *Platynus assimilis*. — *T*, testicules; *c.d.*, canaux déférents, avec renflements médians *R* faisant l'office de vésicules séminales; *G.a*, glandes accessoires (*ectadénies*); *c.e.*, conduit éjaculateur; *A.g.*, armure génitale, comprenant le pénis T et les lamelles latérales ou valves *m*.

Fig. 3. — Extrémité inférieure des *ectadénies* (*Platynus*). — *R*, renflement initial du conduit éjaculateur *c.e.* C'est à la face dorsale de ce renflement qu'on trouve une dépression longitudinale *d*.

Fig. 4. — Appareil génital mâle du *Broscus cephalotes*. — *T*, testicules pelotonnés; *c.d.*, canaux déférents dont la partie postérieure *o* fonctionne comme vésicule séminale; *G.a.*, glandes accessoires (*ectadénies*); *c.e.*, conduit éjaculateur; *l.f.*, valves latérales de l'armure génitale ayant l'apparence de lamelles falciformes; *t.p.*, tube pénial.

Fig. 5. — Une des lamelles falciformes (valves latérales) *L* et *a* de l'armure génitale, recouverte de soies chitineuses *S* sur son bord interne (*Broscus*).

Fig. 6. — Glandes génitales mâles du *Brachinus explodens* Duft. — *T*, peloton testiculaire; *c.d.*, canaux déférents; *V.s.*, vésicules séminales formées par la dilatation de la région postérieure des canaux déférents;

G.a., glandes accessoires (*ectadénies*) ; *c.e.*, conduit éjaculateur ; *A.g.*, armure génitale, et *o*, orifice du conduit éjaculateur.

Fig. 7. — Section transversale, faite vers la région médiane d'une *ectadénie* de *Broscus cephalotes; M.c.*, assise musculaire circulaire ; *m.o.*, couche formée par des muscles obliques ; *M.b.*, membrane basale supportant l'épithélium *E* formé par de très hautes et très étroites cellules cylindriques ; *n*, noyaux ovales situés vers la région basilaire de l'épithélium.

Fig. 8. — Coupe faite au tiers supérieur d'une ectadénie de *Broscus*. — *M.c.*, faisceaux de muscles circulaires; *M.b.*, membrane basilaire ; *E.p.*, épithélium sécréteur avec les noyaux cellulaires *n*.

Fig. 9. — Coupe de la partie antérieure du canal déférent du *Platynus assimilis* Payk. — *m.c.*, partie de la couche musculaire annulaire ; *B*, membrane basale, très mince, servant de support à l'épithélium *E* ; *n*, noyaux cellulaires.

PLANCHE XXI

Glandes génitales mâles des Dytiscidæ, etc...

Fig. 1. — Ensemble de l'appareil génital mâle du *Cybister rœselii*. — *T*, testicules tubuleux; *c.d.*, canal déférent; *V.s.*, portion renflée du canal déférent, constituant les *vésicules séminales* ; *G.a.*, glandes annexes (ectadénies) ; *R*, renflement terminal des ectadénies recevant l'extrémité du canal déférent; *c.e'.*, conduit éjaculateur.

Fig. 2. — Portion de l'armure copulatrice (*Cybister*). — *c.e.*, conduit éjaculateur ; *p*, extrémité musculaire de l'armure ; *E.a.*, extrémité antérieure recourbée du pénis; *p.m.*, partie médiane du pénis ; *A*, aileron latéral; *B.s.*, bord supérieur du pénis ; *F.i.*, face inférieure péniale ; *S*, soies chitineuses ; *N*, lamelle spatuliforme chitineuse située au-dessus du tube pénial; *Pa, Pm, Pp.*, différentes régions de la lamelle.

Fig. 3. — Une des valves de l'armure copulatrice du *Dytiscus circumflexus* Fabr. — *V*, valve vue de profil; *S*, soies chitineuses.

Fig. 4. — Ensemble des glandes génitales mâles du *Dytiscus circumflexus*. — *T*, testicules groupés en peloton; *c.d.*, canal déférent ; *V.s.*, réceptacle (vésicule) séminal ; *G.a.*, glandes annexes (*ectadénies*) sous forme de gros tubes cylindriques blanchâtres ; *c.e.*, conduit éjaculateur; *Ag*, armure génitale.

Fig. 5. — Portion, vue de profil, de l'armure génitale mâle du *Dytiscus circumflexus* Fabr. — *c.e.*, conduit éjaculateur ; *p.c.*, enveloppe péniale avec son extrémité recourbée *c* et son bourrelet terminal *b* ; *L*, lamelle inférieure recouvrante, chitineuse suivant sa crête; *V.c.e.*, extrémité postérieure du conduit éjaculateur (verge); *S*, soies chitineuses.

Fig. 6. — Ensemble des glandes reproductrices mâles de l'*Agabus chalconotus* Panz. — *T*, peloton testiculaire; *c.d.*, canal déférent ; *V.s.*, vésicules séminales ; *G.a.*, glandes annexes, très volumineuses (*ectadénies*) et aplaties vers leur extrémité libre ; *c.e.*, conduit éjaculateur ; *A.g.*, ensemble de l'armure copulatrice.

Fig. 7. — *C*, face interne d'une des valves de l'armure copulatrice de l'*Agabus* ; *D*, diverses formes des soies recouvrant la valve ci-dessus ; *S*, longue soie chitineuse, denticulée latéralement ; *P.a.*, poils adhésifs, cylindriques et évasés à leur extrémité E.

Fig. 8. — Coupe de l'extrémité antérieure du canal testiculaire (*Cybister*

rœselii. — *E.t.*, enveloppe testiculaire ; *m.b.*, membrane basilaire; *Ep*, cellules génératrices des spermatozoïdes (*spermatogonies*).

Fig. 9. — Coupe de glande annexe (*ectadénie*) de l'*Agabus chalconotus* Panz. — *M.l.*, enveloppe musculaire externe formée surtout par des fibres longitudinales ; *m.c.*, mince ruban constitué par des fibres circulaires; *Ep.*, épithélium glandulaire, composé de hautes cellules cylindriques ; *p.s.*, produit de sécrétion.

Fig. 10. — Coupe de glande accessoire faite un peu au-dessus de l'embouchure du canal déférent (*Colymbetes* et *Hydroporus*). — *Tr*, section de tube trachéen; *M*, musculature longitudinale ; *m.c.*, muscles circulaires ; *Ep*, ensemble des cellules composant l'épithélium glandulaire ; *s*, sécrétion muqueuse.

Fig. 11. — Coupe du conduit éjaculateur du *Broscus cephalotes*. — *E.m.*, enveloppe musculaire, beaucoup plus épaisse que celle des glandes annexes, et constituée surtout par des muscles circulaires et par quelques faisceaux longitudinaux *F.o.* ; *Ep.*, cellules chitinogènes recouvertes d'une *intima*; *R*, replis ou crêtes internes de la paroi ; *c*, cavité du conduit.

PLANCHE XXII

Glandes génitales mâles des Aphodiinæ, des Geotrupinæ et des Melolonthinæ.

Fig. 1. — Ensemble de l'appareil génital mâle de l'*Aphodius fossor* L. — *T*, testicules globuleux, au nombre de six de chaque côté. Chaque testicule est constitué par un grand nombre d'utricules spermatiques s'ouvrant à l'extrémité du canalicule déférent *c*; *c.d.*, canal déférent et son renflement *V* formant la vésicule séminale; *G.a.*, glande annexe (*ectadénie*) et son renflement antérieur *A*; *Am*, portion élargie de la glande annexe; *c.e.*, origine du conduit éjaculateur; *R.e.*, dilatation du conduit éjaculateur.

Fig. 2. — Partie gauche des glandes génitales mâles de l'*Aphodius quadrimaculatus* L. — *T*, testicules, au nombre de six de chaque côté. Même structure que précédemment; *c*, canalicules, s'ouvrant en *a*, sorte de dilatation cordiforme, origine du canal déférent *c.d.* ; *V*, vésicule séminale ; *G.a.*, glande annexe (*ectadénie*) ; *c.e.* et *R.c.*, partie rétrécie et partie dilatée du conduit éjaculateur.

Fig. 3. — Testicule et extrémité antérieure du canal déférent du *Geotrupes mutator* Marsham. — *T*, testicule ovoïde, constitué intérieurement par de nombreux utricules spermatiques; *c*, canalicules déférents, au nombre de six ; *c.d.*, canal déférent.

Fig. 4. — Ensemble de l'appareil génital mâle du *Geotrupes mutator* (face dorsale ou supérieure, moitié gauche. — *T*, testicules, au nombre de six de chaque côté; *c*, canalicule déférent ; *c.d.*, canal déférent ; *V*, vésicule séminale; *G.a.*, glande annexe (ectadénie) à extrémité renflée *A* ; *p*, embouchure du canal déférent dans la glande annexe ; *R*, partie antérieure renflée du conduit éjaculateur *c.e.*

Fig. 5. — Extrémité cœcale *A*, de forme ovoïde, de la glande annexe *G.a.* (*Geotrupes mutator*).

Fig. 6. — Portion médiane des glandes génitales mâles de *Geotrupes mutator* (face inférieure ou ventrale); *G.a.*, glandes annexes (ectadénies), *c.d.*, canal déférent ; *V*, vésicule séminale ; *m*, point de convergence des

canaux déférents et des glandes annexes (*ectadénies*); *R.e.*, renflement situé à l'origine du conduit éjaculateur *ce*.

Fig. 7. — Ensemble des glandes génératrices mâles de l'*Hoplia farinosa* L. — *T*, lobules testiculaires, au nombre de six de chaque côté, de forme globuleuse et constitués par un grand nombre de petites ampoules allant s'ouvrir à l'extrémité des canalicules déférents *g*; *c.d*, canaux déférents dont l'origine *a* est dilatée; *V*, vésicules séminales; *b*, portion terminale dilatée des canaux déférents; *G.a.*, glandes annexes (*ectadénies*), élargies dans leur région postérieure *r*; *c.e.*, conduit éjaculateur coudé, présentant, en *R* une dilatation sphérique et en *CA*, un renflement en forme de fer à cheval.

Fig. 8. — Un des pelotons génitaux d'*Anisoplia*. — *T*, lobules testiculaires (de 4 à 6) formés par de nombreux utricules spermatiques; *c*, canalicules déférents; *c.d.*, canal déférent.

Fig. 9. — Extrémité postérieure des glandes reproductrices mâles de l'*Anisoplia agricola*; *c. d.*, canaux déférents, situés extérieurement par rapport aux glandes annexe *G.a.*; *m*, portion rétrécie et *R* partie dilatée du conduit éjaculateur *c.e.*; *p* et *p*, plaques chitineuses recourbées du pénis; *a*, un des prolongements de la dernière plaque entre lesquels est située la verge *v*, ou extrémité du conduit éjaculateur.

Fig. 10. — Ensemble de l'appareil génitale mâle d'*Anisoplia*. — *T*, lobules testiculaires et canalicules déférents *c*; *c.d.*, canaux déférents et vésicules séminales *V*. Ces canaux vont déboucher en *E*, à l'extérieur des points d'embouchure des glandes annexes *G.a.*; *P*, peloton initial et renflement *R* formé par les glandes annexes; *c.e.*, conduit éjaculateur, et *o* son orifice extérieur. *A.g.*, pièces chitineuses du pénis.

PLANCHE XXIII.

Glandes génitales mâles des Lucanidæ et des Cetoninæ.

Fig. 1. — Ensemble de l'appareil génital mâle de Cétonide (*Cetonia aurata*). — *P*, peloton formé par l'extrémité antérieure des glandes annexes (*mésadénies*) *Me*. Ces glandes, au nombre de deux paires, se réunissent en un tronc très court qui va déboucher à la partie terminale des canaux déférents; *Ec*, troisième paire des glandes annexes (*ectadénies*) s'ouvrant à l'extrémité antérieure du conduit éjaculateur *c.e.*; *T*, glomérules testiculaires, au nombre de douze pour chaque testicule, pourvus de canalicules déférents *c*; *c.d.*, canal déférent et vésicule séminale *V.e.*; *A*, lamelle antérieure du pénis; *B*, étui pénial; *o*, extrémité terminale du conduit éjaculateur; *R*, partie dilatée des glandes annexes; *o*, extrémité du conduit éjaculateur.

Fig. 2. — Un des testicules du *Lucanus cervus*; *T*, lobules testiculaires, au nombre de dix; *c*, canalicules déférents s'ouvrant, suivant une ligne circulaire *a*, à l'extrémité antérieure du canal déférent, *c.d.*

Fig. 3. — Ensemble de l'appareil génital mâle du *Lucanus cervus*. — *T*, testicules formés par l'agglomération de dix petits lobules; *c*, canalicules déférents; *c.d.*, canaux déférents formant tout d'abord un peloton *P.V.* C'est dans sa région médiane que chaque canal déférent se dilate pour constituer un réceptacle séminal *V*; *G.a.*, glandes annexes (*ectadénies*) sinueuses et pelotonnées; $c.e._1$, partie antérieure élargie et $c.e._2$, moitié postérieure rétrécie et filiforme du conduit éjaculateur.

Fig. 4. — Conduit éjaculateur du *Lucanus cervus*. — *G.a.*, extrémité terminale des glandes annexe (*ectadénies*) et des canaux déférents *c.d.*; *E*, insertion des canaux déférents et des glandes annexes à l'extrémité antérieure du conduit éjaculateur *c.e.*; $c.e._1$, région dilatée de ce conduit ; *c.i.*, portion terminale rétrécie du conduit éjaculateur.

Fig. 5. — Coupe de la région médiane antérieure du canal déférent de *Geotrupes mutator*. — *E*, mince enveloppe musculaire circulaire ; *m.b.*, membrane basale, hyaline et très ténue ; *E.p.*, épithélium formé par de grosses cellules cubiques ou rectangulaires, à gros noyaux sphériques ; *c*, produit de sécrétion.

Fig. 6. — Ensemble de l'appareil génital mâle d'*Oxythyrea stictita* L. — *T*, testicules formés, de chaque côté, par six glomérules aplatis ; *c*, canalicules, et *c.d.*, canaux déférents ; *V*, vésicules séminales ; *G.a.*, glandes annexes ; *c.e.*, partie antérieure rétrécie du conduit éjaculateur ; *R.e.*, partie recourbée et dilatée du conduit éjaculateur ; *A.g.*, armure génitale et *p*, pinces.

PLANCHE XXIV.

Glandes génératrices mâles des Scarabeidæ et des Lucanidæ.

Fig. 1. — Conduit éjaculateur *c.e.* du *Dorcus parallélipipedus* L. — Ce conduit débute par une partie rétrécie *a* ; il se dilate ensuite brusquement en *b*, et se continue par une région postérieure amincie et filiforme *c*, qui pénètre dans l'axe de l'armure copulatrice *Ag* ; *G.a.*, glandes annexes et canaux déférents *c.d.*

Fig. 2. — *P*, face inférieure d'une plaquette de l'armure copulatrice du *Lucanus*. — *B*, bourrelets latéraux, blanchâtres et non chitineux ; B_1, languette aplatie, faisant suite à l'extrémité postérieure du conduit éjaculateur *A*. Cette lamelle se continue par un filament vermiforme, chitineux et spiralé *F*, présentant, comme forme, une certaine ressemblance avec la trompe des Lépidoptères.

Fig. 4. — Section transversale (passant en dehors de la région centrale d'un lobule testiculaire de *Cetonia floricola* Herbst. — *T*, tube trachéen ; *mb*, membrane enveloppante externe du lobule ; *f.m*, mince assise formée par des fibrilles circulaires, dont les prolongements forment les cloisons des utricules ou ampoules spermatiques *F* ; *c.Sp*, groupes de cellules génératrices (spermatogonies) des spermatozoïdes ; *f.s.*, faisceaux de spermatozoïdes.

Fig. 5. — Section transversale d'un lobule testiculaire de *Cetonia aurata*. — Cette section est faite suivant l'axe du lobule ; *E*, enveloppe lobulaire ; *A*, utricule spermatique allant s'ouvrir dans le réservoir central *ca* ; *cl.*, cloison des utricules ; *T*, section d'un tube trachéen ; *c.Sp.*, spermatogonies ; *F.s*, faisceaux de spermatozoïdes ; *Ep*, cellules épithéliales cylindriques de l'extrémité antérieure du canalicule déférent ; *M.b.*, membrane basilaire. La cavité *ca* est remplie d'un réticulum filamenteux formé par de nombreux spermatozoïdes orientés en tous sens.

Fig. 6. — Un des canalicules ou utricules spermatiques de Cétoine. *E*, enveloppe testiculaire ; *T*, section de tube trachéen ; *c.l.*, cloisons latérales de l'utricule ; *ca.*, cavité centrale remplie de spermatozoïdes ; *Sp*, spermatogonies sous forme d'agglomérations et formées par des cellules sphériques, à gros noyaux ; *F.s.*, faisceaux de spermatozoïdes ; *Ep*, épithélium cylindrique de l'origine du canalicule efférent.

Fig. 7. — Section transversale d'un canalicule déférent de *Cetonia aurata*; *En*, enveloppe externe formée surtout par des fibrilles circulaires; *Ep*, épithélium du canal formé par des cellules cylindriques reposant sur une très mince membrane basilaire *Mb.*; *Sp*, nombreux faisceaux de spermatozoïdes enchevêtrés et remplissant la cavité centrale *c.a.*

Fig. 8. — Sections de vésicules séminales du *Dorcus parallelipipedus*. — *M.e.*, membrane enveloppante externe formée par des fibres circulaires; *Ep.*, épithélium interne à cellules aplaties, pourvues de noyaux ovoïdes à grand axe transversal. La cavité centrale de la vésicule est remplie de faisceaux de spermatozoïdes *Sp.*, orientés en tous sens.

Fig. 9. — Ensemble de l'appareil génital mâle de l'*Oreina cacaliæ* Schr. — *T*, testicules, au nombre de deux paires, sous forme de deux petites masses aplaties et discoïdales. En T_1, nous avons montré la structure de ces organes, constitués par de nombreux lobules séminifères *c*, allant s'ouvrir dans le réservoir central d'où part le canal déférent *c.d.*; *V*, vésicules séminales formées par des dilatations des canaux déférents et terminées par un renflement ovoïde *R*; *c.e.*, conduit éjaculateur, bifide à son origine et renflé en *Re*; *G.a.*, glandes annexes, cylindriques, peu sinueuses et renflées à leur origine; *A.g.*, armure génitale comprenant le pénis et une pièce triangulaire *a*.

Fig. 10. — Section transversale (région médiane) de glande annexe du *Lucanus*. — *M*, membrane enveloppante externe, mince et transparente, formée principalement de fibrilles circulaires; *M.b.*, membrane basale (tunique propre) supportant l'épithélium glandulaire *Ep.* Ce dernier est constitué par de hautes cellules sécrétrices, à noyau ovale *n* et à protoplasme granuleux; sur le bord interne de l'épithélium se voient de petites masses *a* sphériques, fortement colorés par les réactifs et provenant du produit de la sécrétion des cellules; *c*, cavité de la glande contenant une masse *p*, hyaline, constituant la substance sécrétée.

Fig. 11. — Coupe de glande annexe (tiers supérieur) du *Dorcus parallelipipedus*. — *Ev.*, enveloppe externe formée principalement par des fibres circulaires; *M.b.*, membrane basilaire (tunique propre), très mince et servant de support à l'épithélium sécréteur; *Ep.*, épithélium glandulaire, formé par de longues cellules à bord interne peu net. Chaque cellule renferme un protoplasme granuleux, çà et là des vacuoles et un noyau *n* ovale. Du bord interne de la plupart d'entre elles on voit s'échapper un globule *g* muqueux qui se colore fortement et qui est le résultat de la sécrétion; *P*, substance sécrétée, hyaline, vacuolaire et parfois granuleuse.

Fig. 12. — Coupe de l'extrémité postérieure du conduit éjaculateur (portion située dans l'axe du pénis), du *Dorcus parallelipipedus*. — *c.m.*, couche musculaire formée par des fibres longitudinales; *Ec*, cellules chitinogènes aplaties; *ic.*, épaisse couche de chitine (*intima*), hyaline, blanchâtre et hérisssée intérieurement de nombreuses soies; *p*, produit de sécrétion des glandes annexes situé dans le lumen du tube.

PLANCHE XXV

Glandes génitales mâles des Chrysomélides, des Curculionides et des Cerambycinæ.

Fig. 1. — Section transversale de la partie antérieure dilatée du conduit éjaculateur de Lucanide (*Lucanus*). — *c.c.*, couche musculaire circulaire;

c.l., faisceaux musculaires longitudinaux; entre ces deux assises se trouvent quelques faisceaux obliques *f.o.*; *M.b.*, membrane basilaire (membrane propre), très mince, supportant l'épithélium chitinogène *E.c.* Ce dernier est formé d'une assise unique de cellules cylindriques, à gros noyaux, dont le bord interne se confond avec l'intima chitineuse *c.a*; *G*, cavité du conduit, très étroite par rapport au diamètre total du tube.

Fig. 2. — Ensemble de l'appareil génital mâle de l'*Erirhinus festucæ* Herbs. — *T*, testicules; T_1, ensemble des ampoules spermatiques d'un testicule; *c*, canaux déférents; *V*, vésicules séminales; *G.a.*, glandes annexes, au nombre de deux paires; *R*, rameau d'une glande annexe; *a*, faisceau d'ampoules glandulaires situées au point de convergence des glandes annexes; *c.e.*, conduit éjaculateur; *A.g.*, armure génitale (pénis et valves).

Fig. 3. — Une des glandes annexes de Chrysomèle. — *Ga*, glande; *R*, renflement; *c.d.*, canal déférent.

Fig. 4. — Testicules (du côté gauche) du *Lepyrus palustris* L. — *T*, testicules discoïdaux et formés par un grand nombre d'utricules spermatiques; *c.*, canalicule et *c.d.* canal déférent; *G.a.*, glande annexe; *c.e.*, conduit éjaculateur.

Fig. 5. — Testicule d'*Apoderus*. — *T*, testicule et utricules spermatiques *As*; $c.d_1$, canalicule déférent; *c.d.*, canal déférent.

Fig. 6. — Coupe du canalicule déférent, faite un peu au-dessous du testicule (larve de *Prionus coriarius* L.). — *c.m.*, couche musculaire formée de faisceaux circulaires et de quelques fibres longitudinales; *m.b.*, membrane basilaire; *Ep.*, épithélium à cellules cylindriques pourvues de parois latérales très nettes et de noyaux plurinucléolés; *c.c.*, cavité centrale, très étroite, du canalicule.

Fig. 7. — Section d'un testicule de *Cerambycinæ* (*Cerambyx scopolii*). — *E.t.*, enveloppe testiculaire; *A.s.*, ampoules ou utricules spermatiques dont les extrémités internes amincies vont toutes converger vers le réceptacle central *R*; *c.d.*, canalicule déférent.

Fig. 8. — Portion de coupe du conduit éjaculateur de *Chrysomelidæ* (*Chrysomela*). — *i.c.*, intima chitineuse interne, à faces parallèles, épaisse et lisse intérieurement; *I*, cavité centrale du conduit; *Ep.*, épithélium formé par de hautes cellules cylindriques, à protoplasme granuleux vers la base et fibrillaire en *Rg*. L'ensemble de ces cellules constitue l'*assise chitinogène*; *n*, gros noyaux cellulaires contenant deux ou trois nucléoles; *m.b.*, membrane basale (tunique propre) très mince, hyaline, supportant l'assise *Ep.*; *m.l.*, faisceaux musculaires longitudinaux; *m.c.*, assise musculaire circulaire. On n'a représenté qu'une partie de la paroi musculaire du conduit.

Fig. 9. — Ensemble de l'appareil génital mâle de *Chrysomelidæ* (*Chrysomela cerealis*). — *T*, testicules discoïdaux, aplatis, à bords circulaires et au nombre de deux paires; *c.d.*, canaux déférents, avec renflements vésiculeux *R*; *G.a.*, glandes annexes, au nombre de deux, cylindriques et relativement courtes; *c.e.*, conduit éjaculateur avec son volumineux renflement médian *Re*; *A.g.*, armure génitale avec pénis *p* et lamelle basilaire *l.b.*; *o*, orifice du conduit éjaculateur.

Fig. 10. — Glandes génitales mâles du *Cerambyx cerdo* L. — *T*, testicules, au nombre de deux paires; en *t*, on voit la disposition des ampoules spermatiques lamelleuses; *c*, canalicule déférent; *c.d.*, portion élargie

des canaux déférents formant les vésicules séminales *V*; *G.a.*, glandes annexes (ectadénies), bifides et recourbées en crochet; la branche interne *a* est beaucoup plus courte que l'externe; *b*, canal commun des glandes annexes; *m*, partie antérieure du conduit éjaculateur *c.e.*; *R*, région renflée du conduit éjaculateur; *A.g.*, armure génitale, avec faisceaux musculaires *Fm*, pénis *p* et valves *Va*.

PLANCHE XXVI.

Glandes génitales mâles des Longicornes et des Ténébrionides.

Fig. 1. — Ensemble des organes générateurs mâles de *Lepturinæ* (*Leptura testacea*. — *T*, testicules, au nombre de deux de chaque côté; *t*, testicules avec ampoules spermatiques; *c*, canal déférent; *V*, vésicules séminales; *G.a.*, glandes annexes, sous forme de deux petites vésicules latérales rappelant celles des *Timarcha*; *c.e.*, conduit éjaculateur présentant un renflement en *R*; *p*, portion terminale ovoïde du conduit éjaculateur, entourée de fibres musculaires *m*.

Fig. 2. — Embouchure des glandes annexes *G.a.* de *Leptura*. — *Vs*, vésicules séminales; *c.e.*, conduit éjaculateur.

Fig. 3. — Disposition des glandes annexes *G.a.* de *Judolia cerambyciformis*. *V*, vésicules séminales terminées, à leur extrémité postérieure, par un léger renflement *R*; *c.e.*, conduit éjaculateur.

Fig. 4. — Mode d'embouchure des canalicules vecteurs *c* des lobules testiculaires, à l'extrémité antérieure du canal déférent *cd*; *V*, vésicule séminale (*Lamia textor*).

Fig. 5. — Vésicule séminale *Vs* et glandes annexes *Ga* du *Batocera Wallacei*. *R*, renflement terminal des glandes annexes; *t.c.*, tronc commun, très court, que forment ces glandes, à leur partie terminale. La présence de ce tronc indique que les glandes annexes sont des organes impairs de chaque côté du corps; *c.e.*, conduit éjaculateur. (On n'a représenté que la partie gauche de l'appareil.)

Fig. 6. — Ensemble de l'appareil génital mâle de *Lamia textor*. — *T*, testicules formés chacun par un groupe de douze lobules; chaque lobule comprend un grand nombre d'ampoules spermatiques; *c*, canalicules déférents s'ouvrant à l'extrémité antérieure du conduit *c.d.*; *V*, vésicules séminales tubuleuses, formées par la dilatation des canaux déférents; *G.a.*, glandes annexes fusionnées en un tronc commun très court *R*; *c.e.*, conduits éjaculateurs séparés sur presque tout leur parcours; *E*, région enveloppée des conduits éjaculateurs; *p*, pénis; *a.c.*, anneau chitineux; *l.c.*, lamelle cornée située à l'origine du pénis.

Fig. 7. — Glandes génitales mâles du *Tenebrio obscurus* L. — *T*, lobes testiculaires, au nombre de six pour chaque organe; *a*, canalicule déférent; *c.d.*, canal déférent renflé à son extrémité terminale pour constituer la vésicule séminale *V*; *G.e.*, glandes annexes internes (mésadénies), allongées, tubuleuses, pelotonnées en *p* et allant déboucher à l'extrémité postérieure des vésicules séminales; *g.e.*, glandes annexes externes (ectadénies), courtes, larges et réniformes, allant directement déboucher à l'origine du conduit éjaculateur; *c.e.*$_1$, partie initiale élargie du conduit éjaculateur; *A.g.*, armure génitale comprenant le tube pénial *pe* et la lumelle basilaire *l.b.*; *m*, faisceaux musculaires.

Fig. 8. — Disposition des six lobes testiculaires *Tl* dans un testicule de *Tene-*

brio molitor. — *c*, canalicules déférents ; *c*, canal déférent et vésicule séminale *V*.

Fig. 9. — Mode d'insertion des glandes annexes externes (ectadénies) *Et*, chez le *Tenebrio obscurus*. — *a*, point d'insertion de la glande ; *R*, renflement initial du conduit éjaculateur *ce*.

PLANCHE XXVII.

Glandes génitales mâles des Staphylinidæ, des Telephoridæ et des Tenebrionidæ.

Fig. 1. — Embouchure des canaux déférents et des glandes annexes chez le *Tenebrio molitor*. — *Ga*, glandes annexes internes (mésadénies) allant déboucher à l'extrémité *a* de la vésicule séminale correspondante *Vc; c.d.*, canal déférent ; *Et*, glande annexe externe (ectadénie) ; *ce*, conduit éjaculateur et son renflement initial *R*.

Fig. 2. — Ensemble de l'appareil génital mâle de l'*Ocypus olens*. — *T*, testicule formé par un grand nombre d'ampoules ou vésicules *a* s'ouvrant dans le réservoir central *c* ; *Ga* et $Ga._1$, glandes annexes externes et internes, tout à fait rudimentaires ; *ce*, conduit éjaculateur, grêle, sinueux et renflé à son origine *R*.

Fig. 3. — Face dorsale des glandes génitales mâles du *Staphylinus cæsareus*. — *T*, testicules ; *c.d.*, canaux déférents ; *Ga* et *Ge.*, glandes annexes internes et externes ; *c.e.*, conduit éjaculateur et renflement antérieur *R*.

Fig. 4. — Mode d'embouchure des glandes annexes *Ga* et *Ge* à l'extrémité antérieure du conduit éjaculateur *ce*, chez l'*Ocypus cyanæus*. Les glandes internes sont cylindriques et les externes vésiculeuses ; *cd*, canaux déférents allant déboucher à la partie antérieure *R* dilatée du conduit éjaculateur *ce*.

Fig. 5. — Armure génitale de l' *Ocypus cyanæus*. — *tp*. tube pénial ; *Ll*, lamelles latérales (valves) ; *m*, faisceau musculaire ; *ce*, conduit éjaculateur.

Fig. 6. — Glandes génitales mâles du *Telephorus rusticus* Fabr. — *T*, testicule formé par une grappe de vésicules *a* ; *cd*, canal déférent et vésicules séminales *V* ; *Ga*, glandes annexes internes avec leur renflement terminal *R* ; *Ge*, glandes annexes externes (ectadénies) ; *c.e.*, conduit éjaculateur avec sa dilatation initiale *e*.

Fig. 7. — Glandes annexes (face supérieure) du *Telephorus bicolor*. — *Ga*, glande annexe interne avec son renflement R ; *Ge*, glande externe (ectadénie) ; *c.d.*, canal déférent et conduit éjaculateur *ce*.

Fig. 8. — Embouchure des glandes annexes (face inférieure) chez le *Telephorus lividus*. On voit le canal déférent déboucher en *a*, à l'extrémité postérieure de la glande annexe *Ga* ; *Ge*, glande annexe externe (ectadénie) s'ouvrant directement en *eR*, à l'extrémité du conduit éjaculateur *ce*.

Fig. 9. — Testicule *T* du *Telephorus bicolor*. — *a*, vésicules spermatiques allant s'ouvrir à l'extrémité du canal déférent *c.d.*

Fig. 10. — Section transversale du conduit éjaculateur de *Tenebrio obscurus*. — *c.c.*, muscles circulaires ; *m.o.*, faisceaux obliques ; *m.l.*, muscles longitudinaux ; *ac.*, assise chitinogène ; *c.ci*, intima chitineuse, denticulée et limitant le lumen central *in*.

PLANCHE XXVIII

Organes générateurs mâles des Silphidæ, des Coccinellidæ et des Cleridæ.

Fig. 1. — Glandes génitales mâles du *Necrophorus vestigator*. — *T*, testicules en grappes composées, avec vésicules ou ampoules spermatiques *b* et réservoir collecteur *r*; b_1, vésicules émergeant hors du testicule; *V*, vésicule séminale due à la dilatation du canal déférent *cd*; *Ge*, glandes annexes externes s'unissant à l'extrémité terminale *a* des canaux déférents *cd*; *Gi*, glandes annexes internes s'ouvrant à l'origine du conduit éjaculateur *ce*.

Fig. 2. — Lambeau de testicule de *Silpha opaca*. — *c.c.*, canal collecteur de la glande avec une de ses ramifications *R*; *a*, ampoules ou vésicules spermatiques.

Fig. 3. — Embouchure des canaux déférents *cd* et des glandes annexes à l'extrémité du conduit éjaculateur *ce*. (Vu par sa face inférieure). Les canaux déférents et les glandes annexes externes *Ge. m.* s'ouvrent, de chaque côté, en un même point *a*; *G.i*, glandes annexes internes (*Silpha rugosa*).

Fig. 4. — Insertion des glandes annexes et des canaux déférents (*Silpha opaca*). — *Gi*, glandes annexes internes (ectadénies); *Ge*, glandes annexes externes débouchant, de chaque côté, en un même point *a* avec les canaux déférents *cd*.

Fig. 5. — Glandes génitales mâles de *Silpha sinuata*. — *T*, testicule en grappe; *R*, canal collecteur central ramifié. C'est sur les divers rameaux que vont s'ouvrir les ampoules spermatiques *a*; *c.d*, canal déférent et vésicule séminale *V*; *Gi.*, glandes annexes internes; *Ge.*, glandes externes; *c.e*, conduit éjaculateur et son renflement antérieur *b*.

Fig. 6. — Testicule de *Timarcha*. — *Ga*, glande annexe, tout à fait rudimentaire et de forme ovoïde; *c.d*, canal déférent; *L*, lobules ou ampoules spermatiques; *R*, réservoir central (sorte de vésicule séminale), dans lequel viennent déboucher les ampoules; *T*, tubercules latéraux du réservoir.

Fig. 7. — Ensemble de l'appareil reproducteur mâle de *Coccinellidæ* (*Epilachna argus*). — *T*, testicules avec vésicules ou ampoules spermatiques *a*, *c.d*, canal déférent et vésicule séminale sacciforme *V*; *Gi*, glandes annexes internes; *Ge*, glandes externes; *ce*, conduit éjaculateur avec renflement vésiculeux initial R.

Fig. 8. — Testicule du *Trichodes apiarius*, montrant la disposition des ampoules spermatiques (*a*), fusiformes, sinueuses, effilées à leur extrémité et allant s'ouvrir à la partie initiale évasée *r* du canal déférent *c.d*.

Fig. 9. — Face inférieure de la partie médiane de l'appareil génital mâle du *Trichodes apiarius*. On n'a pas représenté les testicules. *Ge*, glandes tubuleuses externes; *Gi*, glandes annexes tubuleuses internes; *Gv.e.*, glandes annexes vésiculeuses externes et glandes vésiculeuses internes *Gv.*; *c.d*, canal déférent dont la partie terminale se fusionne avec l'extrémité postérieure *a* de la glande annexe vésiculeuse correspondante; *ce*, conduit éjaculateur avec extrémité initiale *R* élargie.

Fig. 10. — Canalicules ou ampoules spermatiques de *Trichodes*. Ces canalicules *a* sont constitués par des tubes cylindriques à leur base, renflés vers leur milieu, amincis et filiformes à leur extrémité libre *e*. Ils vont

généralement s'unir, au nombre de deux à quatre, dans un tronc commun très court *tc*. Ils débouchent parfois à l'extrémité dilatée du canal déférent.

Fig. 11. — Coupe de glande accessoire (mésadénie) de *Silpha opaca*. — *Em.*, enveloppe musculaire, très mince, à fibres circulaires et longitudinales; *m.b.* membrane basilaire supportant l'épithélium glandulaire à cellules allongées et cylindriques *Ep.*; *g*, globules muqueux, fortement colorés, provenant de la sécrétion et adhérant encore au bord interne de la cellule; S, produit de sécrétion muqueuse.

PLANCHE XXIX

Glandes génératrices mâles des Coccinellidæ, des Elateridæ, etc.

Fig. 1. — Appareil génital mâle du *Corymbites æneus*. — *T*, testicules mûriformes avec ampoules spermatiques *a*; *cd*, canal déférent et vésicule séminale *V*; *Gt*, glandes annexes externes; Gi_2, deuxième paire de glandes annexes, très volumineuses et à extrémité recourbée en forme de crochet; $G._3$, troisième paire de glandes annexes; *ce*, conduit éjaculateur.

Fig. 2. — Glandes génitales mâles du *Corymbites latus*. — *T*, testicules; *c.d*, canaux déférents; Ga_2 et G_3, glandes annexes internes, très volumineuses et étroitement enlacées; *V*, vésicules séminales; *c.e.*, conduit éjaculateur; *b*, point de fusion des extrémités terminales du canal déférent et de la glande accessoire (mésadénie) externe *Gt*.

Fig. 3. — Testicule et canal déférent *c.d.* de l'*Elater pomorum*. — *a*, disposition des ampoules spermatiques.

Fig. 4. Groupe d'ampoules spermatiques *aa* de l'*Athous niger*. — *c.d*, origine du canal déférent.

Fig. 5. — Section longitudinale de deux ampoules ou vésicules testiculaires. — *Et*, enveloppe de l'ampoule formée par une membrane très mince; *Sg* et Sg_1, cellules génératrices des spermatozoïdes ou spermatogonies, à divers états d'évolution. *F.s.*, faisceaux ou groupes de spermatozoïdes; *e*, membrane enveloppante du canalicule ou pédicelle qui termine une ampoule spermatique; *Ep*, épithélium du canalicule, formé par des cellules cylindriques, très serrées et à noyaux basilaires (Élatéride).

Fig. 6. — Section transversale, faite à l'origine du canal déférent (*Elater*). Par la comparaison avec la partie *e* de la figure précédente, on voit que l'épithélium *Ep.* est formé de cellules moins hautes. Les noyaux *n* sont volumineux et plurinucléolés; *En*, enveloppe du canal formée par des fibres circulaires et quelques faisceaux longitudinaux; *ba*, membrane basilaire, très mince, supportant l'épithélium *Ep.*; *c*, cavité centrale du conduit renfermant des faisceaux de spermatozoïdes *Sp.*

Fig. 7. — Section transversale de glande annexe externe (mésadénie) d'*Elater pomorum* — *Em*, enveloppe externe formée par des fibres musculaires circulaires et obliques; *mb*, très mince membrane basilaire (tunique propre) supportant l'épithélium glandulaire. Ce dernier *Ep* présente un rebord interne sinueux. Il est formé de cellules allongées, cylindriques et à cytoplasme finement granuleux surtout dans la région tournée du côté du canal central *cc*. Le bord libre des cellules porte des produits de sécrétion sous forme de globules muqueux *gl.*; *n*, noyaux; *s*, masse sécrétée.

Fig. 8. — Glandes génitales mâles de Coccinellide (*Epilachna*). — *T*, testi-

cule en grappe, avec ampoules spermatiques *a*; *cd.*, canal déférent et vésicule séminale sacciforme *V*; *Ge*, glandes annexes externes; *Gi*, glandes internes; *ce*, conduit éjaculateur avec son renflement vésiculeux initial M.

Fig. 9. — Section transversale du conduit éjaculateur d'Élatéride (*Elater sanguinolentus*). Les parois du conduit sont très épaisses et constituées extérieurement par des fibres musculaires circulaires et obliques. Nous n'avons représenté que quelques faisceaux longitudinaux *Fl*; *cc*, cavité centrale très étroite et bordée par une intima chitineuse *ic*, pourvue de fortes dents *d* à ses deux extrémités; *Ep*, épithélium chitinogène, composé par des cellules cylindriques, à noyaux fortement colorés par les réactifs. Le bord interne des cellules se continue, par transitions insensibles, avec l'intima chitineuse.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

Observations biologiques sur les parasites des Chênes de la Tunisie, par L.-G. Seurat 1
Sur une nouvelle espèce du genre *Procerostea* Langerhans, l'évolution et les affinités de ce genre, par M. Ch. Gravier 35
Étude sur le développement embryonnaire des Phoronidiens, par Louis Roule 51
Note sur la coloration du pelage chez les Indris, par Guillaume Grandidier 250
Répertoire des Poissons d'eau douce de la Russie, par Édouard Blanc. 251
Description préliminaire d'une nouvelle espèce du genre Sphyrion Cuv. (*Sphyrion australicus* n. sp.) d'Australie, comparée à *Sphyrion lævis* Quoy et Gaimard, par Sig Thor 277
Recherches sur les organes reproducteurs mâles des Coléoptères (anatomie comparée, histologie, matière fécondante), par L. Bordas. 283

TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

Blanc (Édouard). — Répertoire des Poissons d'eau douce de la Russie. 251
Bordas (L.). — Recherches sur les organes reproducteurs mâles des Coléoptères (anatomie comparée, histologie, matière fécondante).. 283
Grandidier (Guillaume). — Note sur la coloration du pelage chez les Indris 250
Gravier (Ch.). — Sur une nouvelle espèce du genre *Procerostea* Langerhans, l'évolution et les affinités de ce genre 35
Louis Roule. — Étude sur le développement embryonnaire des Phoronidiens 51
Seurat (L.-G.). — Observations biologiques sur les parasites des Chênes de la Tunisie 1
Sig Thor. — Description préliminaire d'une nouvelle espèce du genre Sphyrion Cuv. (*Sphyrion australicus* n. sp.) d'Australie, comparée à *Sphyrion lævis* Quoy et Gaimard 277

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE VOLUME

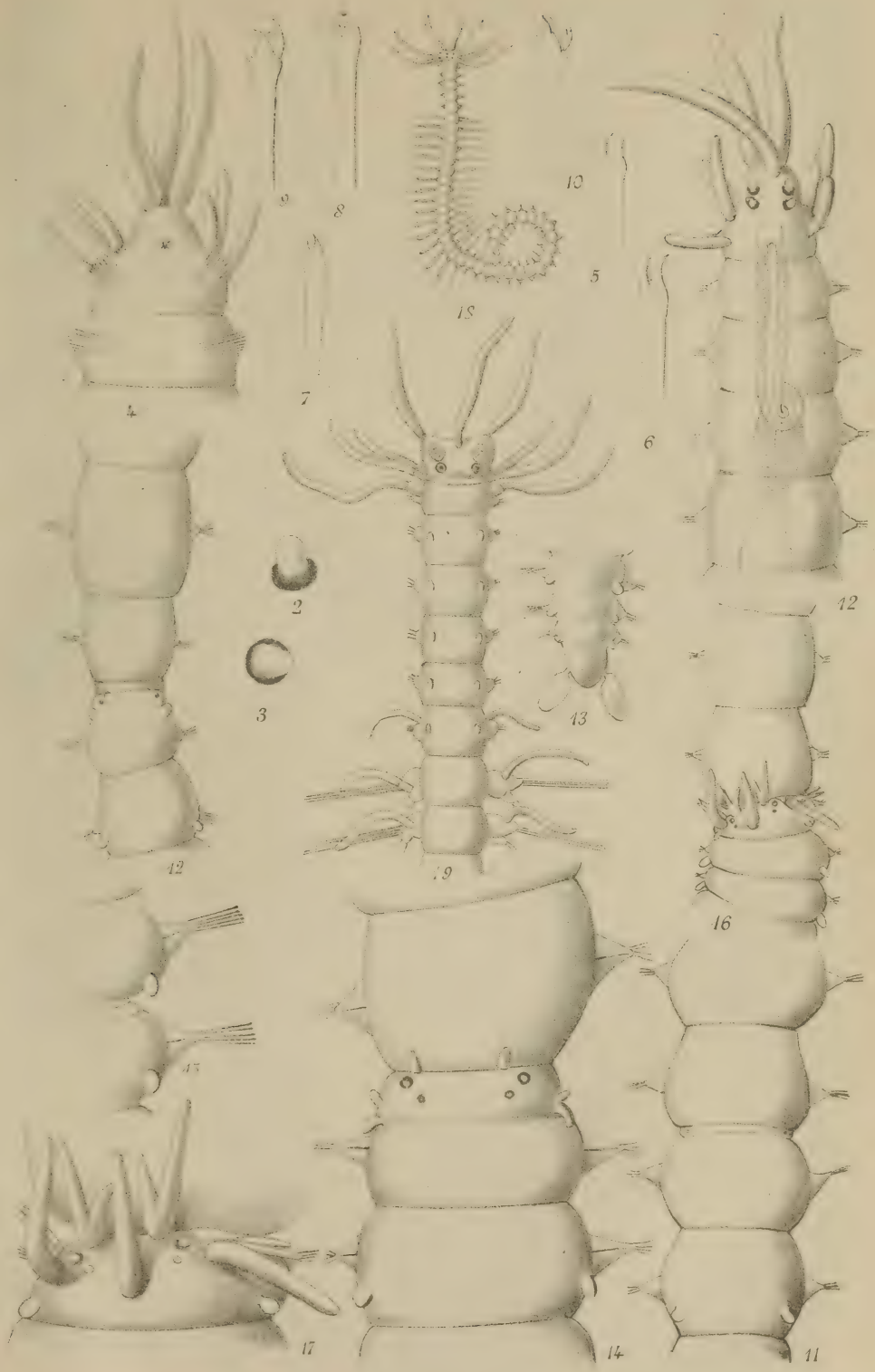
Planche I. — Sur une nouvelle espèce du genre *Procerastea* Langerhans, l'évolution et les affinités de ce genre.

Planches II à XVI. — Étude sur le développement embryonnaire des Phoronidiens.

Planches XVII et XVIII. — Description préliminaire d'une nouvelle espèce du genre Sphyrion Cuv. (*Sphyrion australicus* n. sp.) d'Australie, comparée à *Sphyrion lævis*.

Planches XIX à XXIX. — Recherches sur les organes reproducteurs mâles des Coléoptères (anatomie comparée, histologie, matière fécondante).

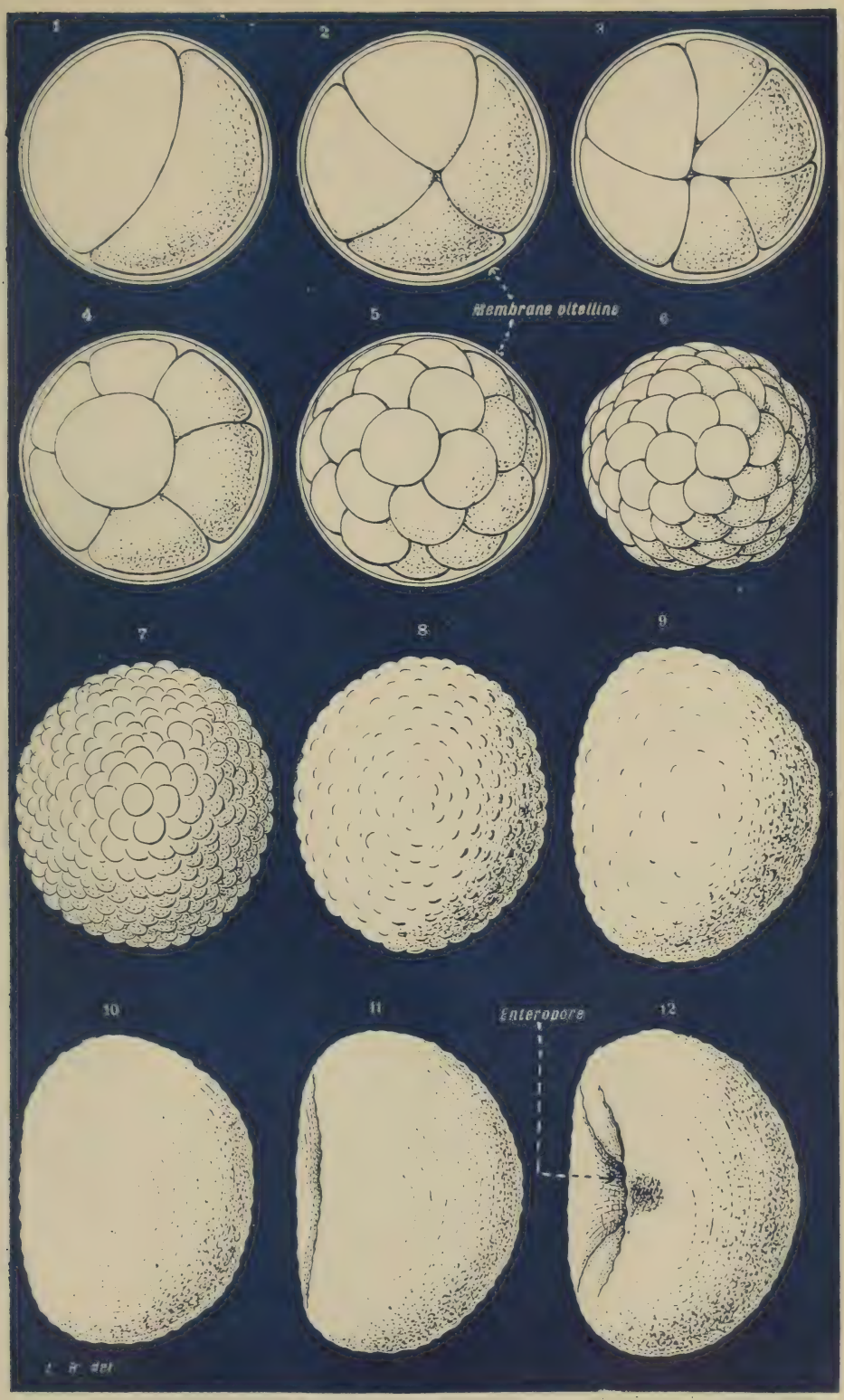
Corbeil. — Imprimerie Éd. Crété.



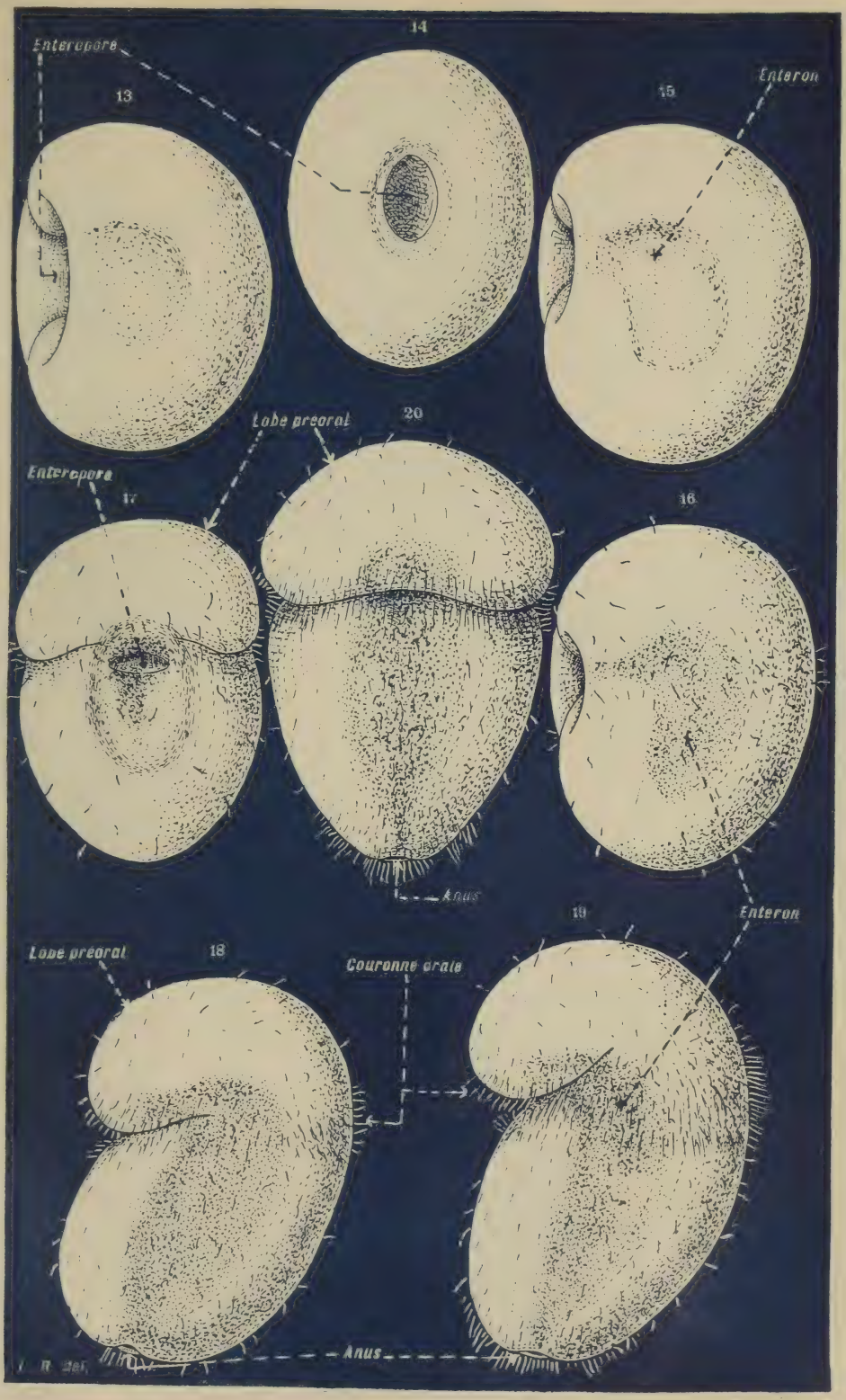
Ch. Gravier, del. Masson et Cie Editeurs Nicolet, lith.

Procerastea

Imp. Lemercier, Paris

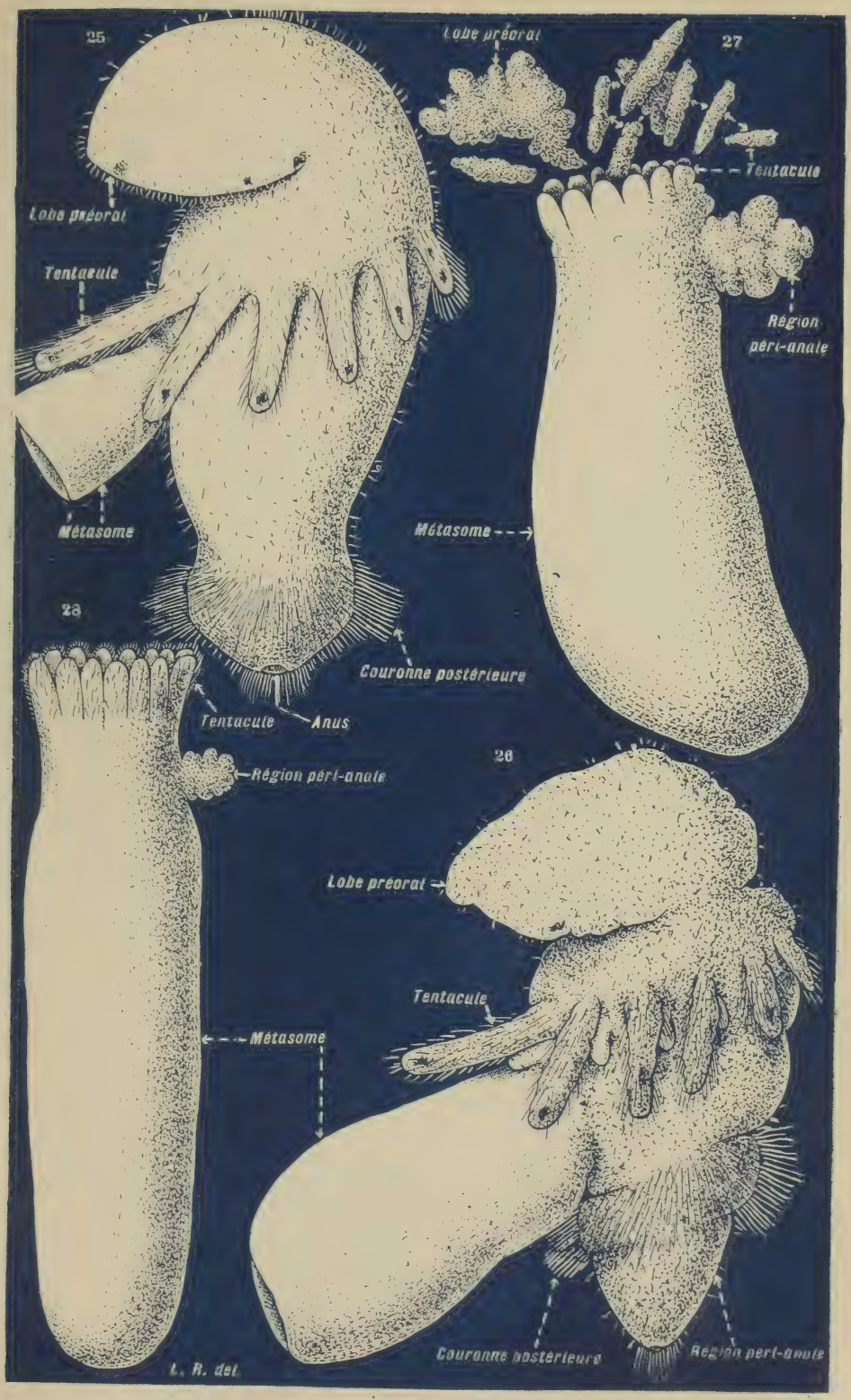


Segmentation de l'ovule (aspect extérieur).

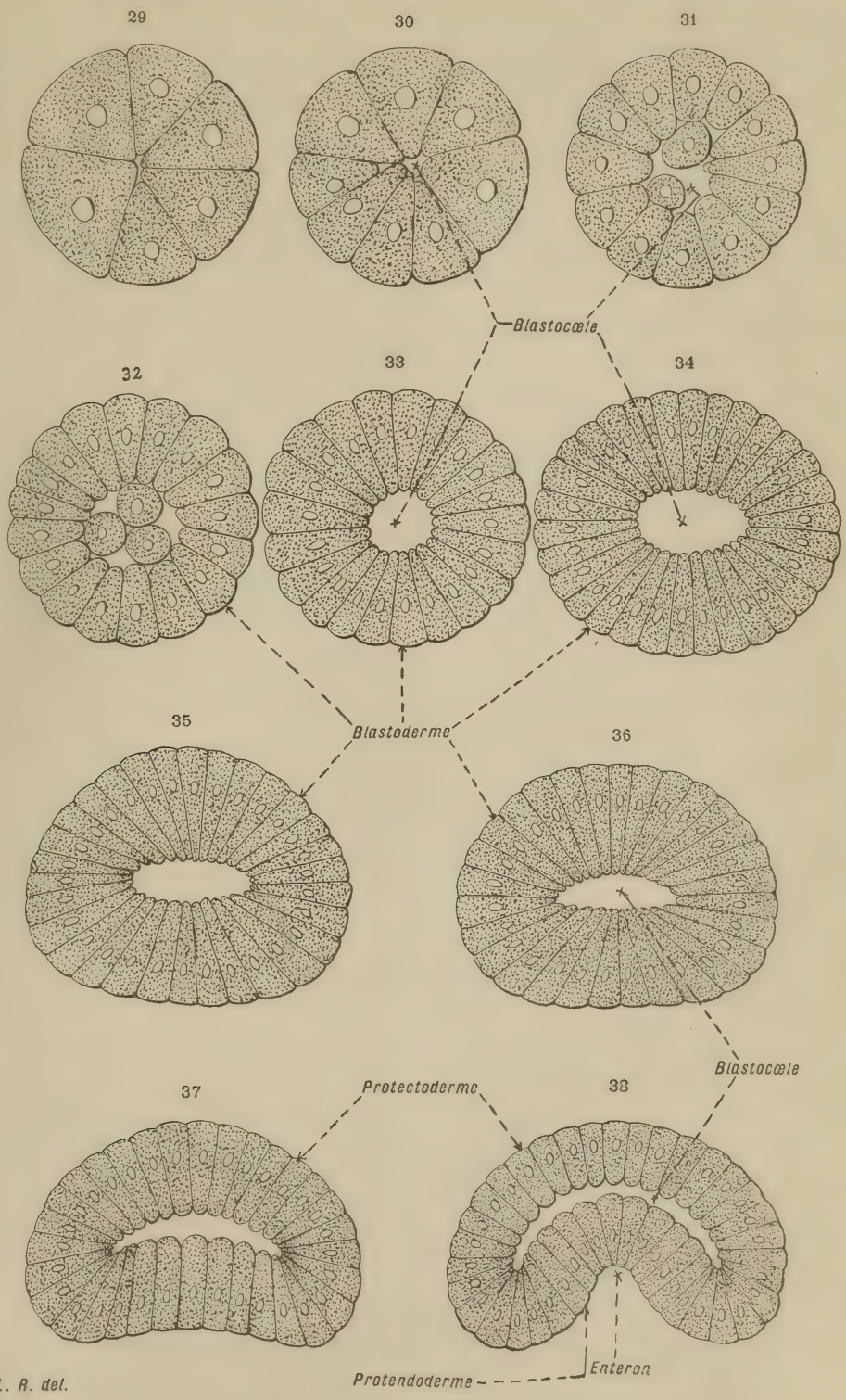


Formation de l'Actinotroque (aspect extérieur).

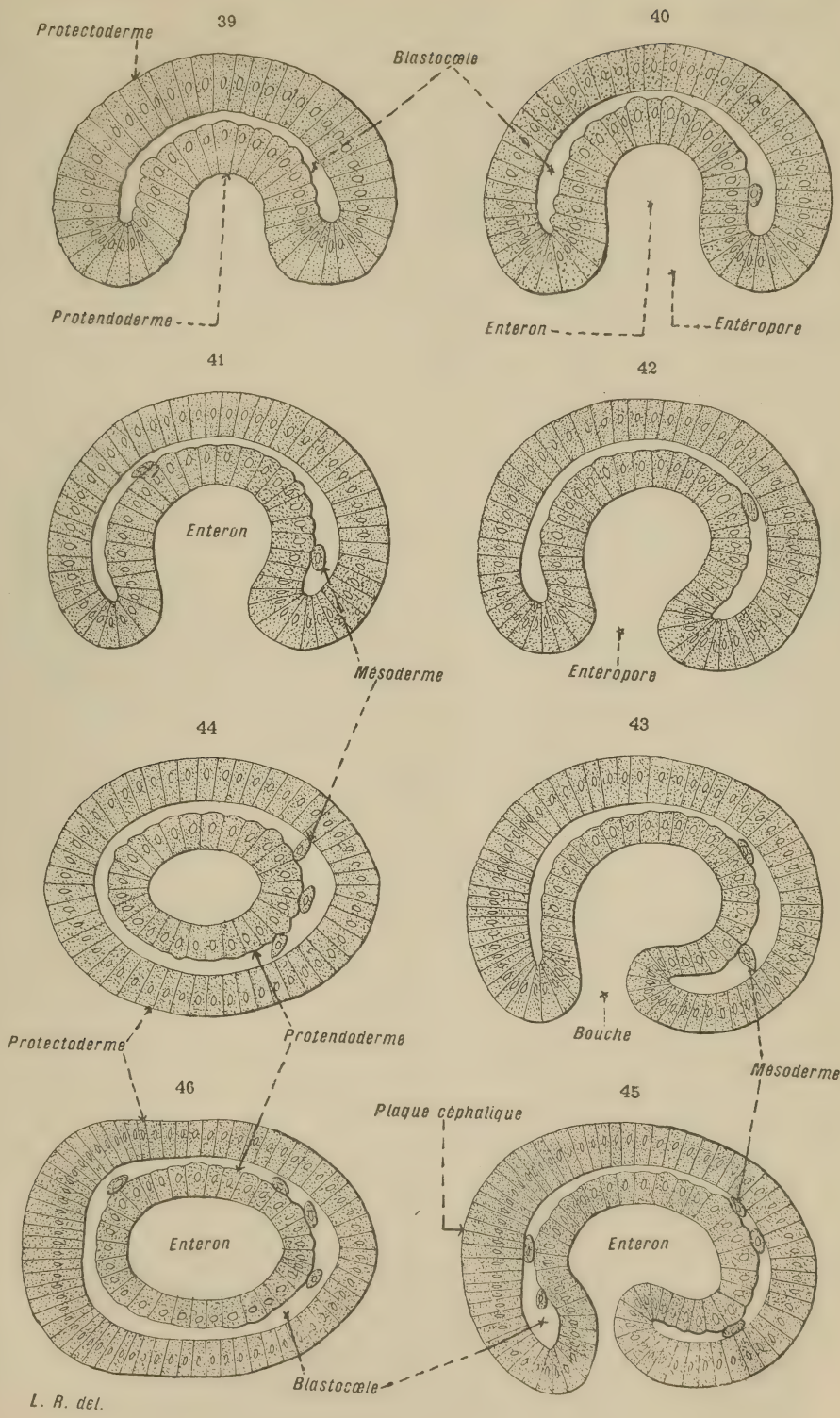
Aspect extérieur de l'Actinotroque.



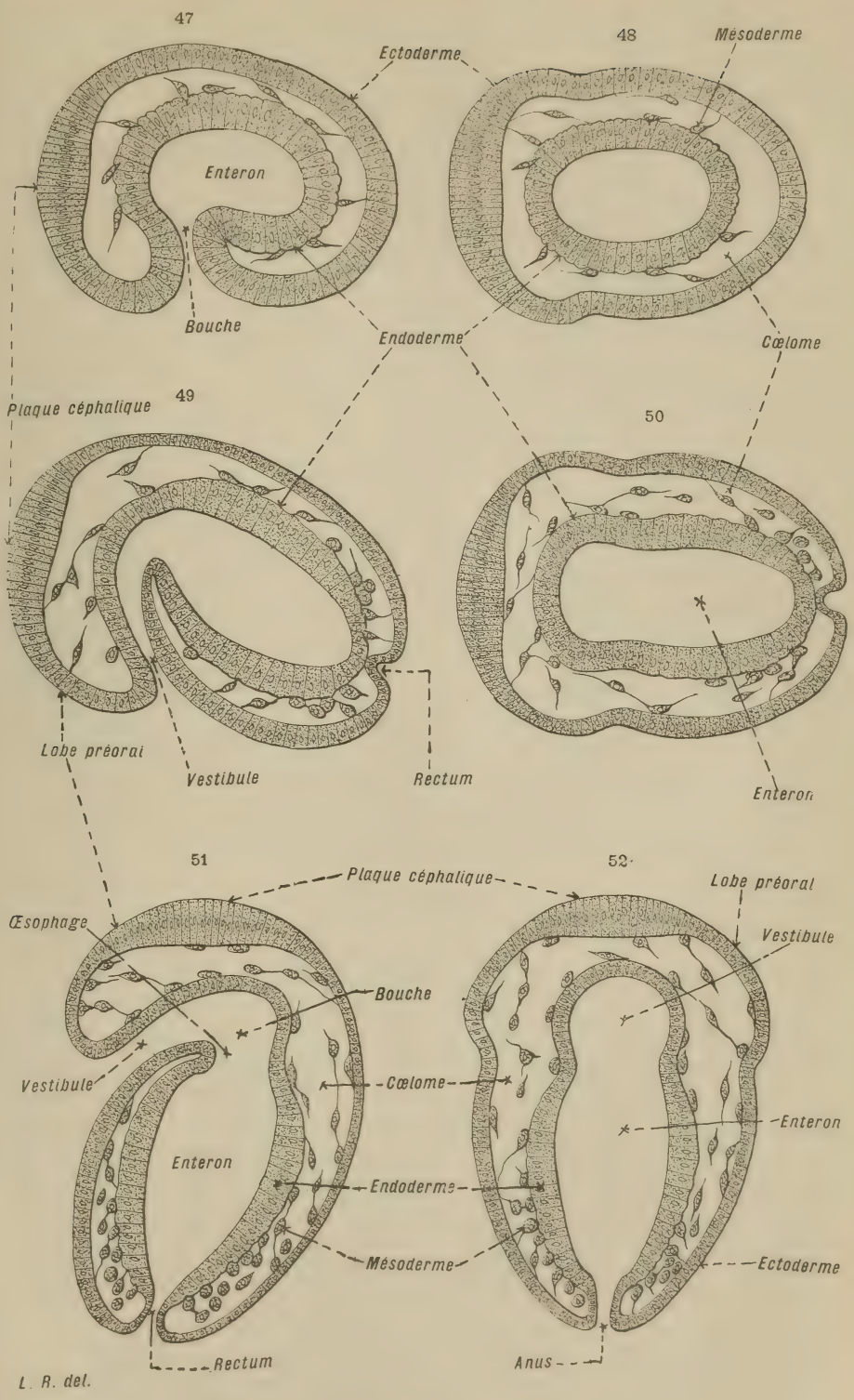
Métamorphose de l'Actinotroque (aspect extérieur).



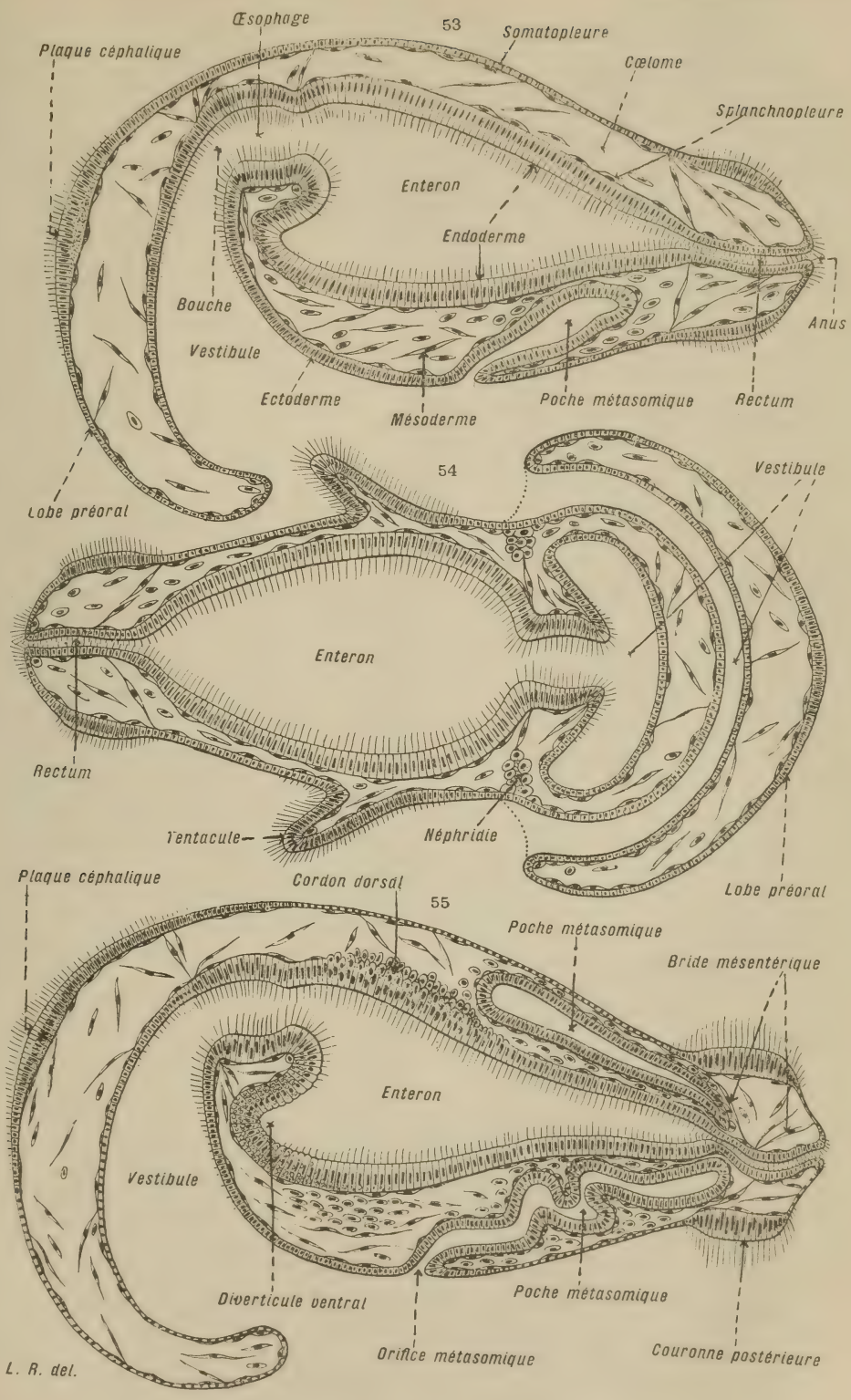
Segmentation, blastulation, gastrulation (coupes optiques).



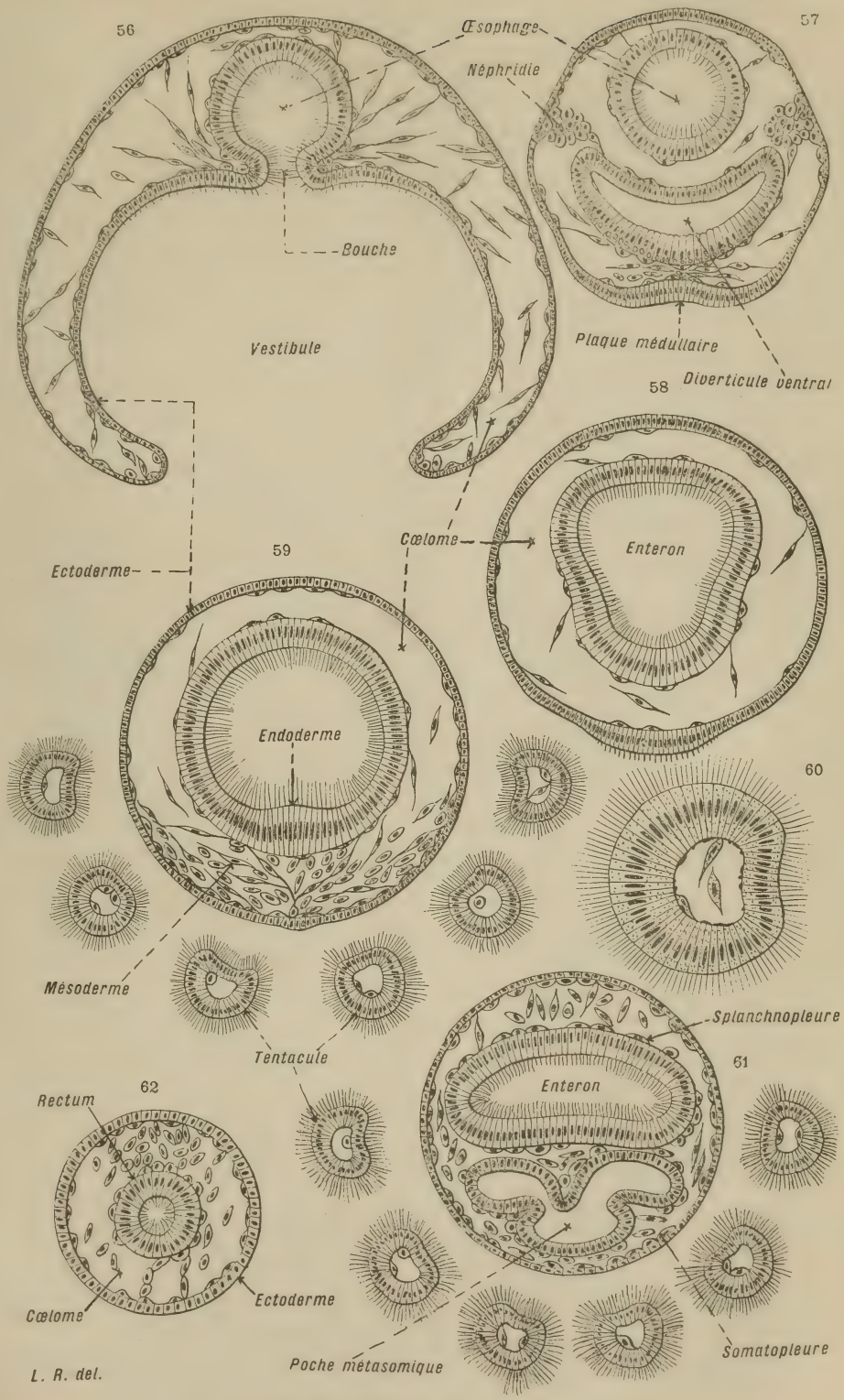
Gastrulation, formation de l'Actinotroque (coupes optiques).



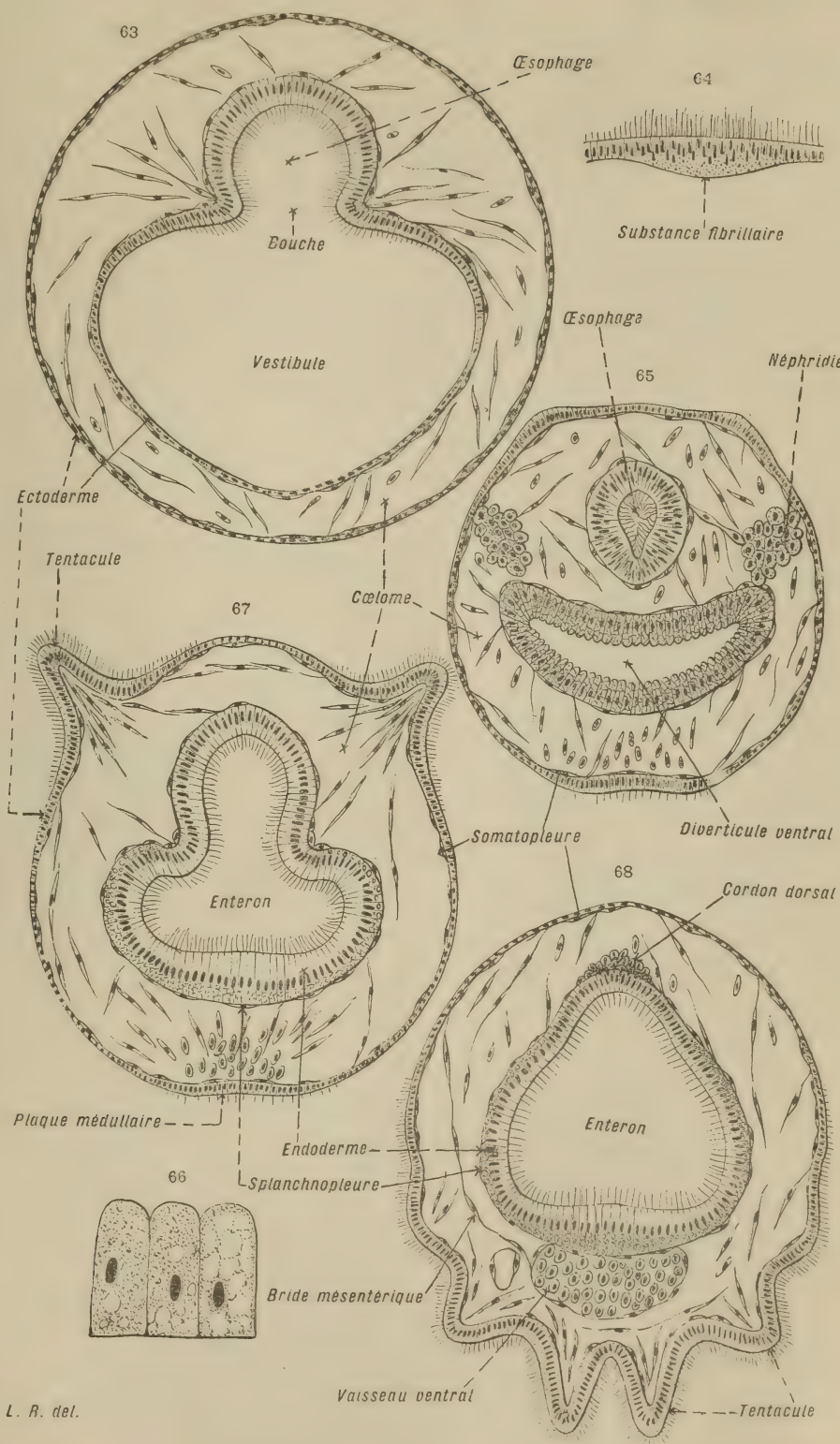
Formation de l'Actinotroque (coupes optiques).



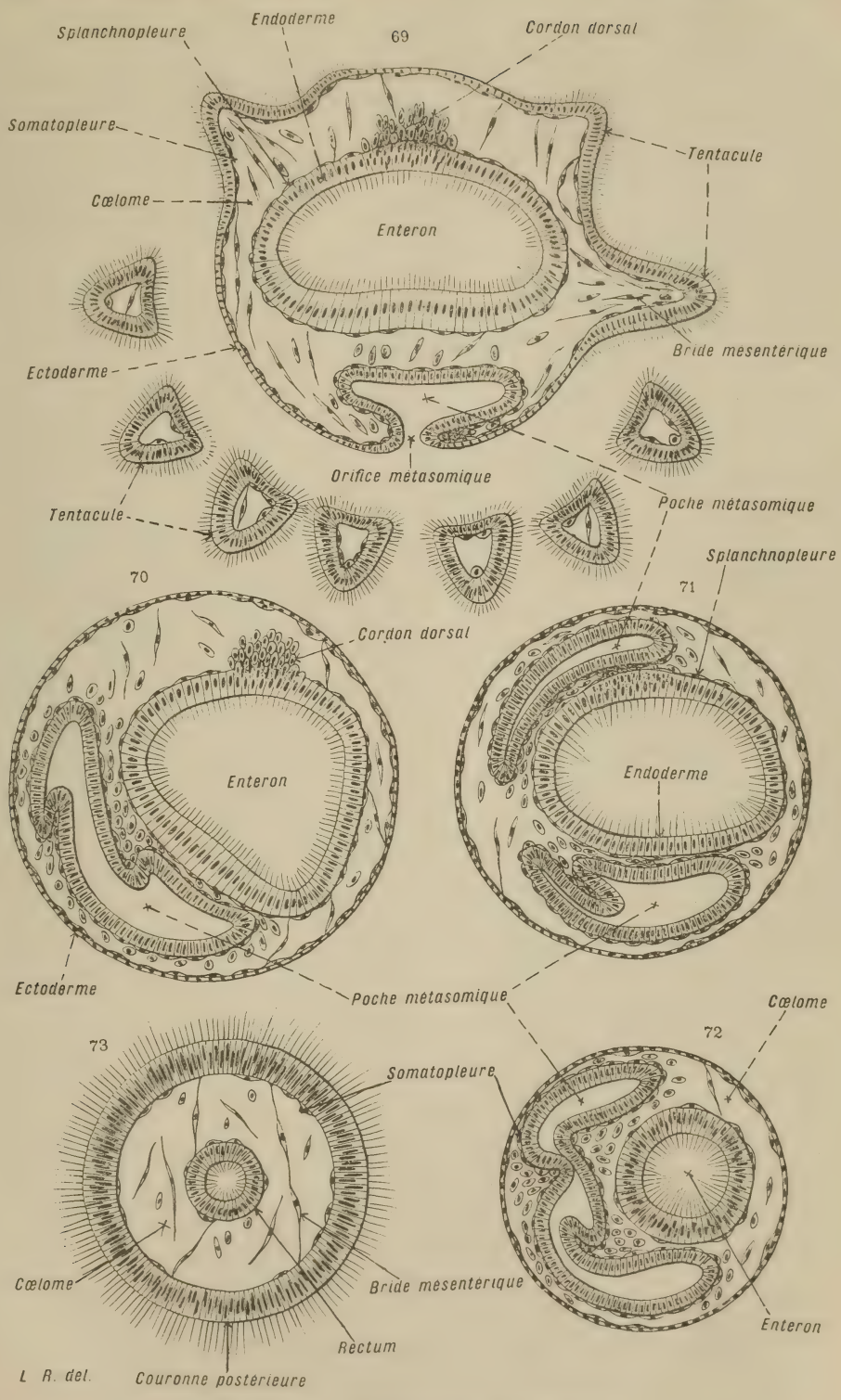
Structure de l'Actinotroque (coupes réelles).



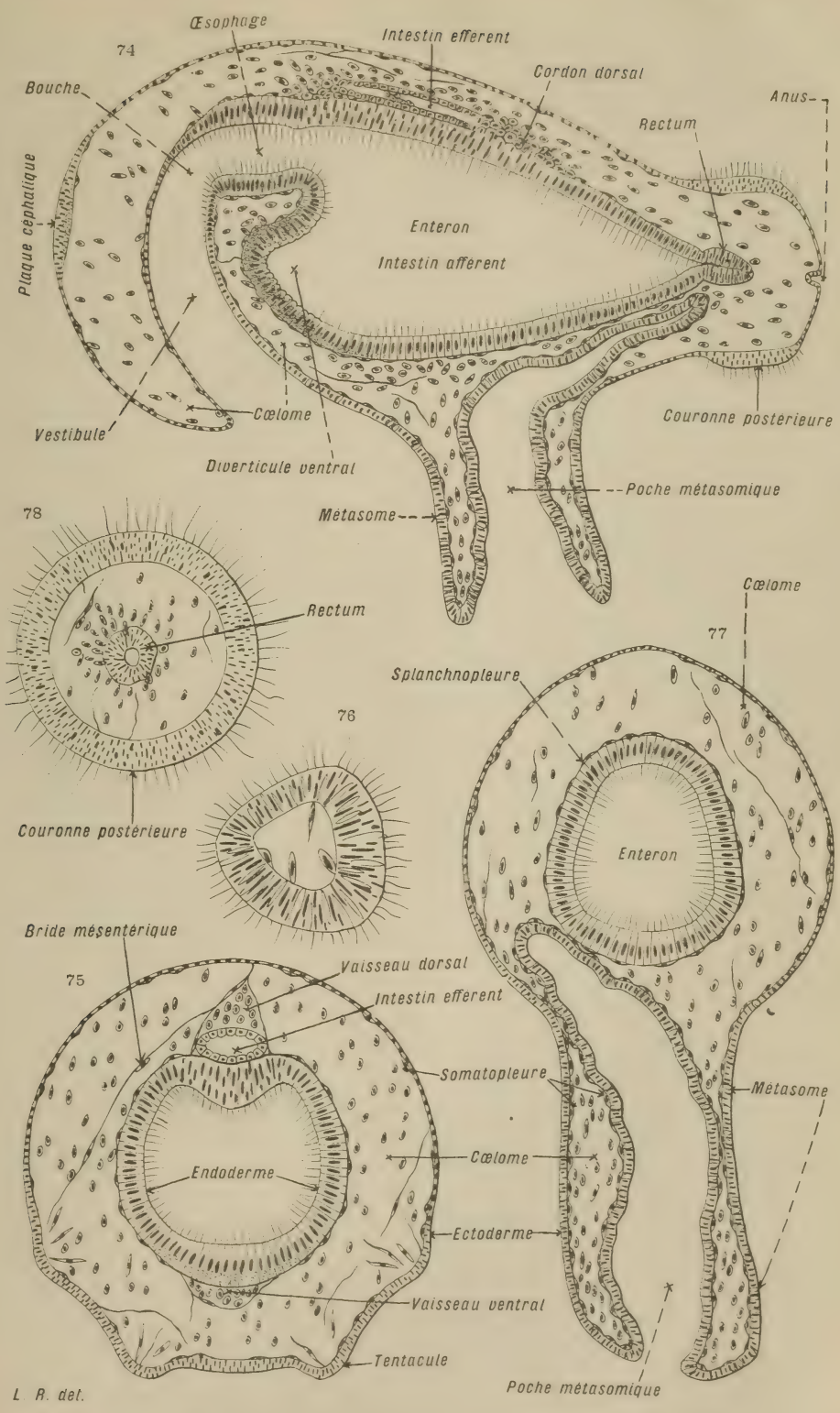
Structure de l'Actinotroque (coupes réelles).



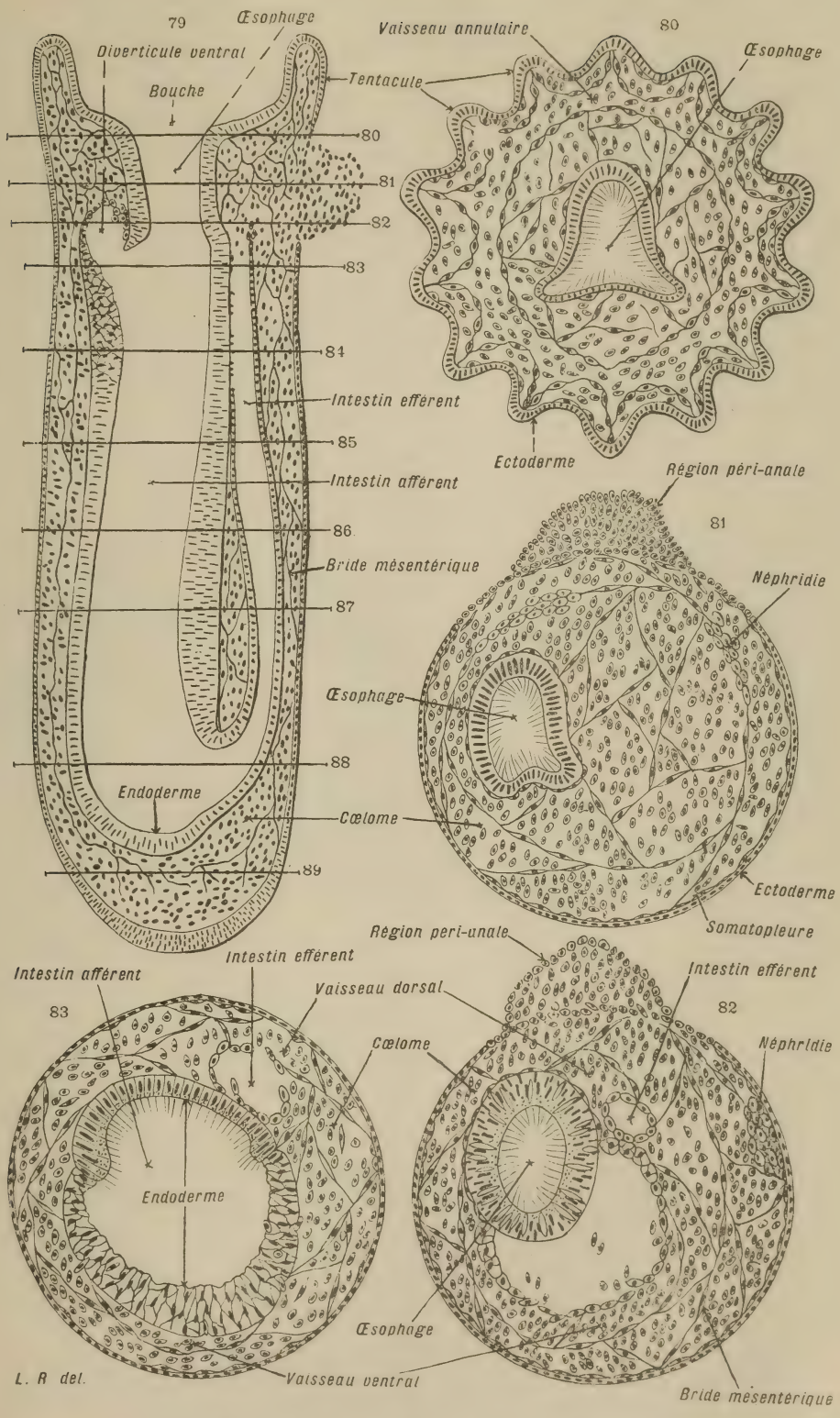
Structure de l'Actinotroque (coupes réelles).



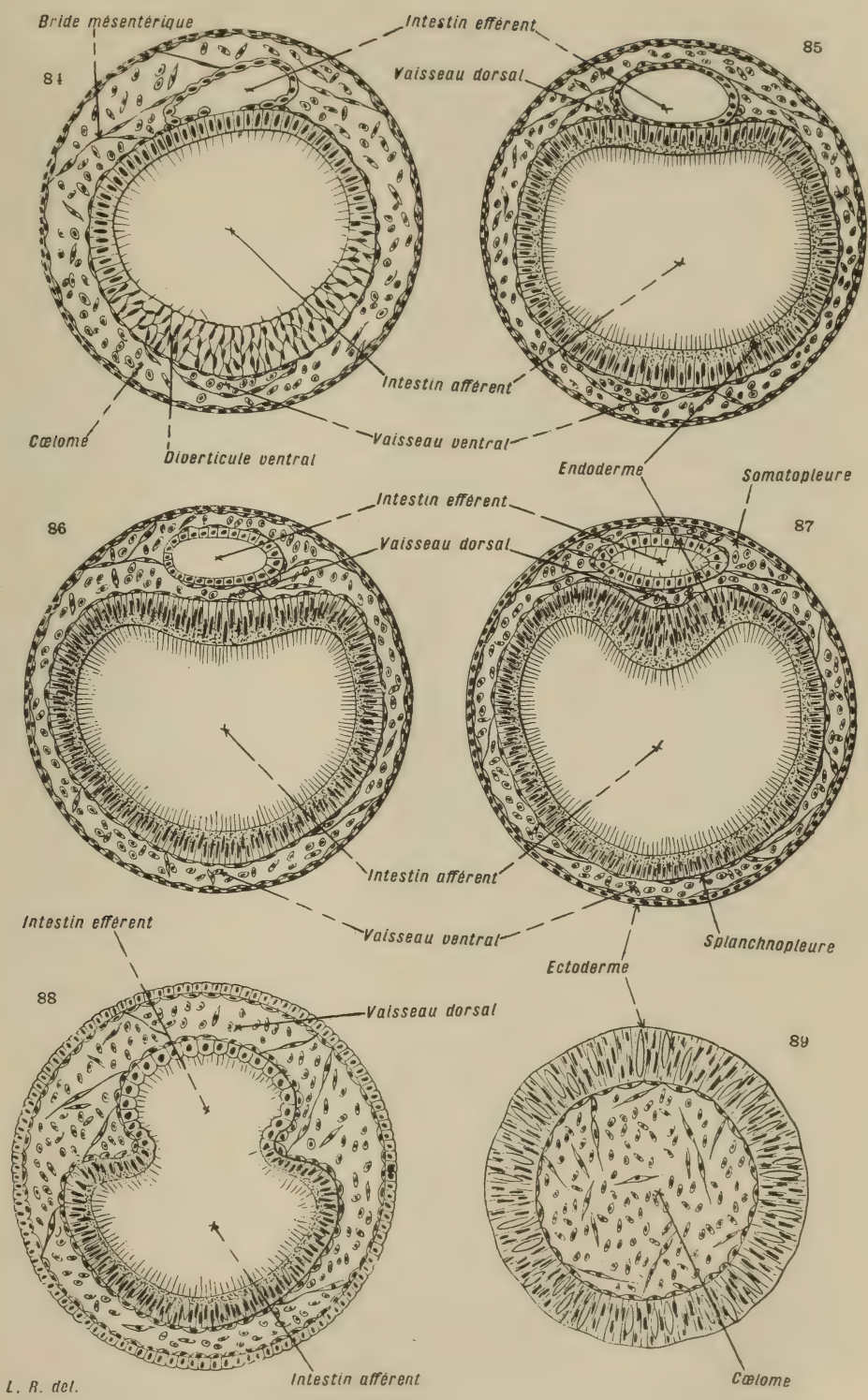
Structure de l'Actinotroque (coupes réelles).



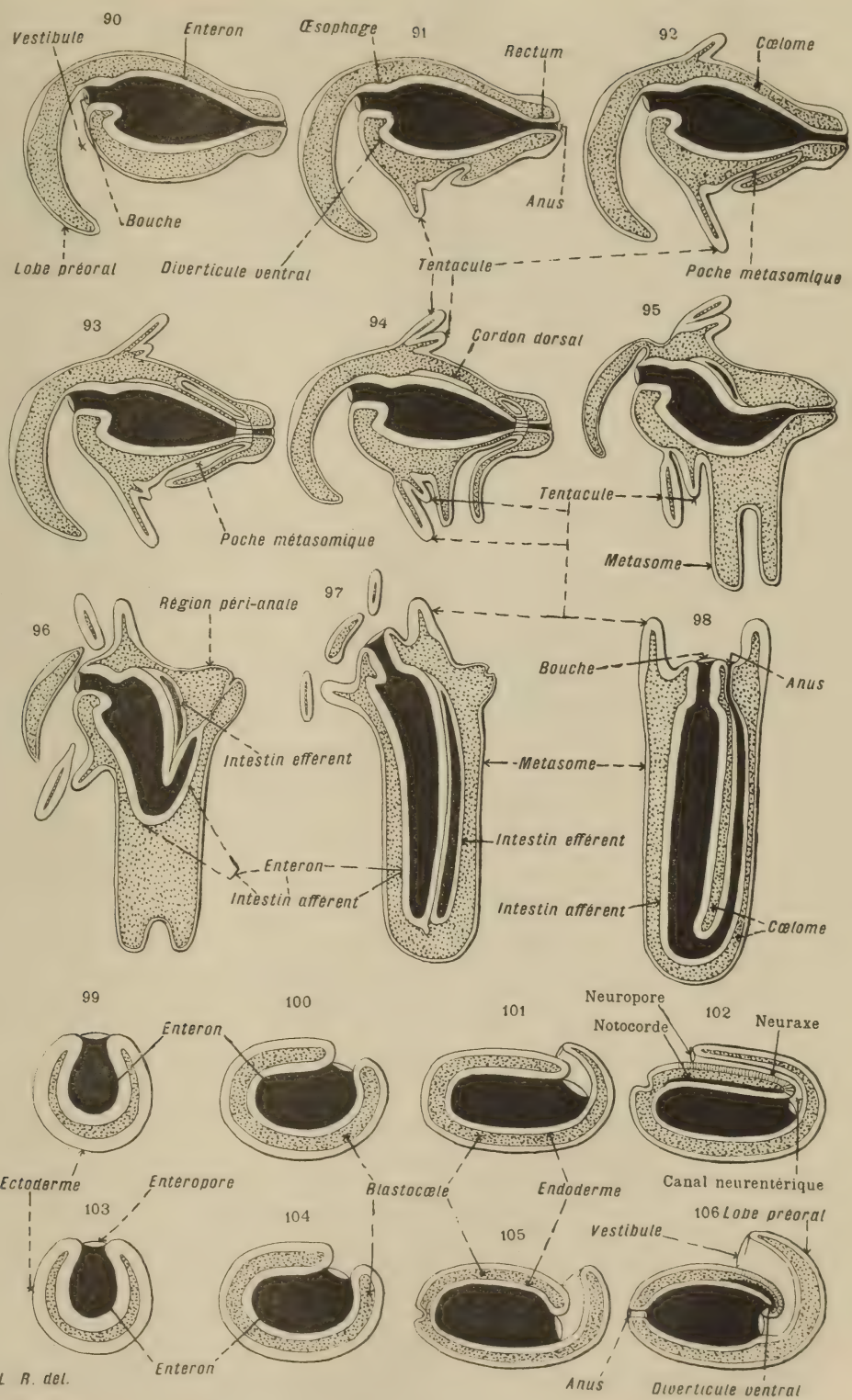
Métamorphose de l'Actinotroque (coupes réelles).



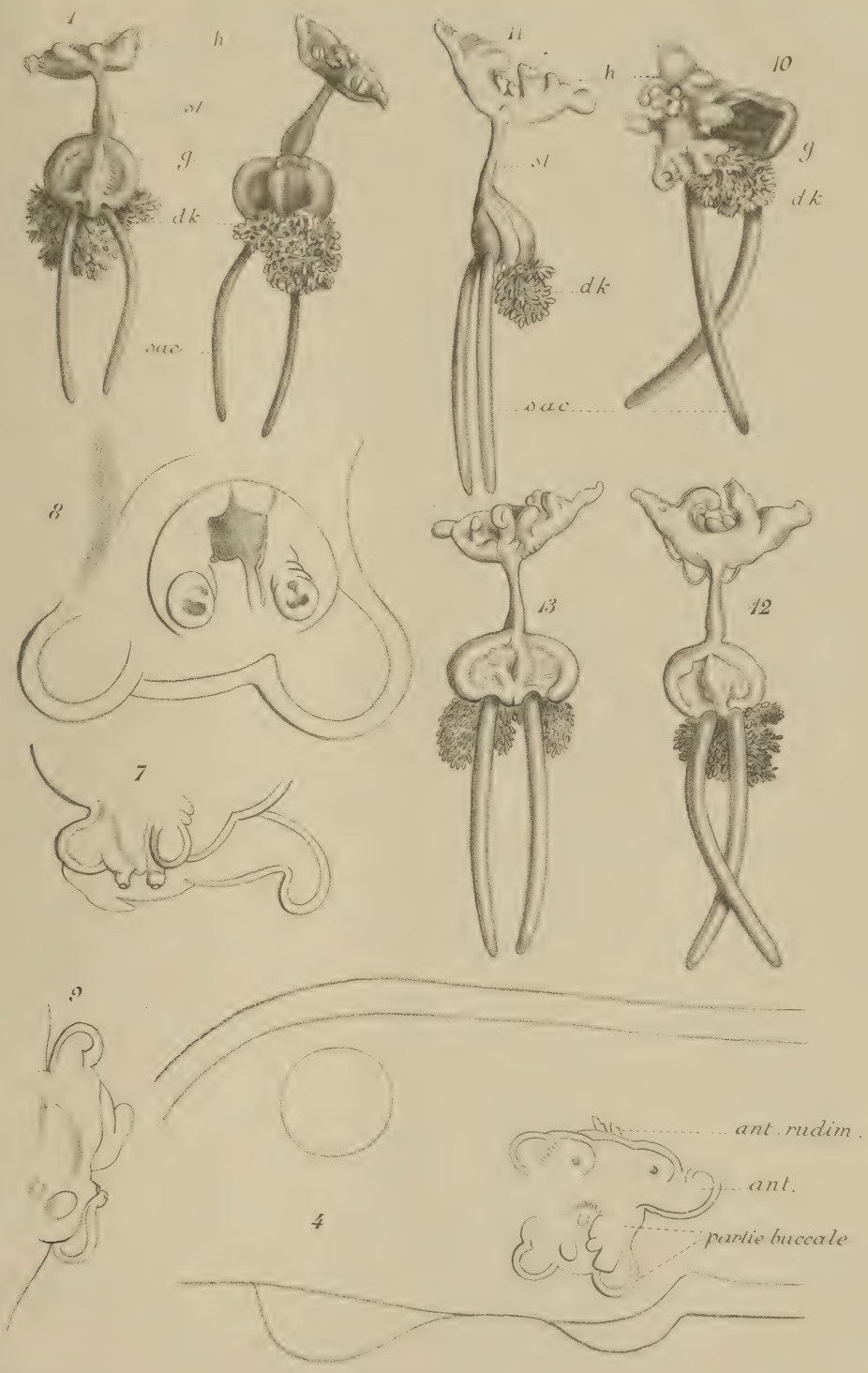
Structure du jeune Phoronis (coupes réelles).



Structure du jeune Phoronis (coupes réelles).


90
Vestibule
Enteron
Bouche
Lobe préoral
Diverticule ventral
Œsophage
91
Rectum
Anus
Tentacule
92
Cœlome
Poche métasomique
93
Poche métasomique
94
Cordon dorsal
95
Tentacule
Metasome
96
Région péri-anale
Intestin efferent
Enteron
Intestin afferent
97
Metasome
Intestin efférent
Intestin afférent
98
Bouche
Anus
Cœlome
99
Enteron
Ectoderme
Enteropore
100
Blastocœle
101
Endoderme
102
Neuropore
Notocorde
Neuraxe
Canal neurentérique
103
Enteron
104
105
106 Lobe préoral
Vestibule
Anus
Diverticule ventral
L. R. del.

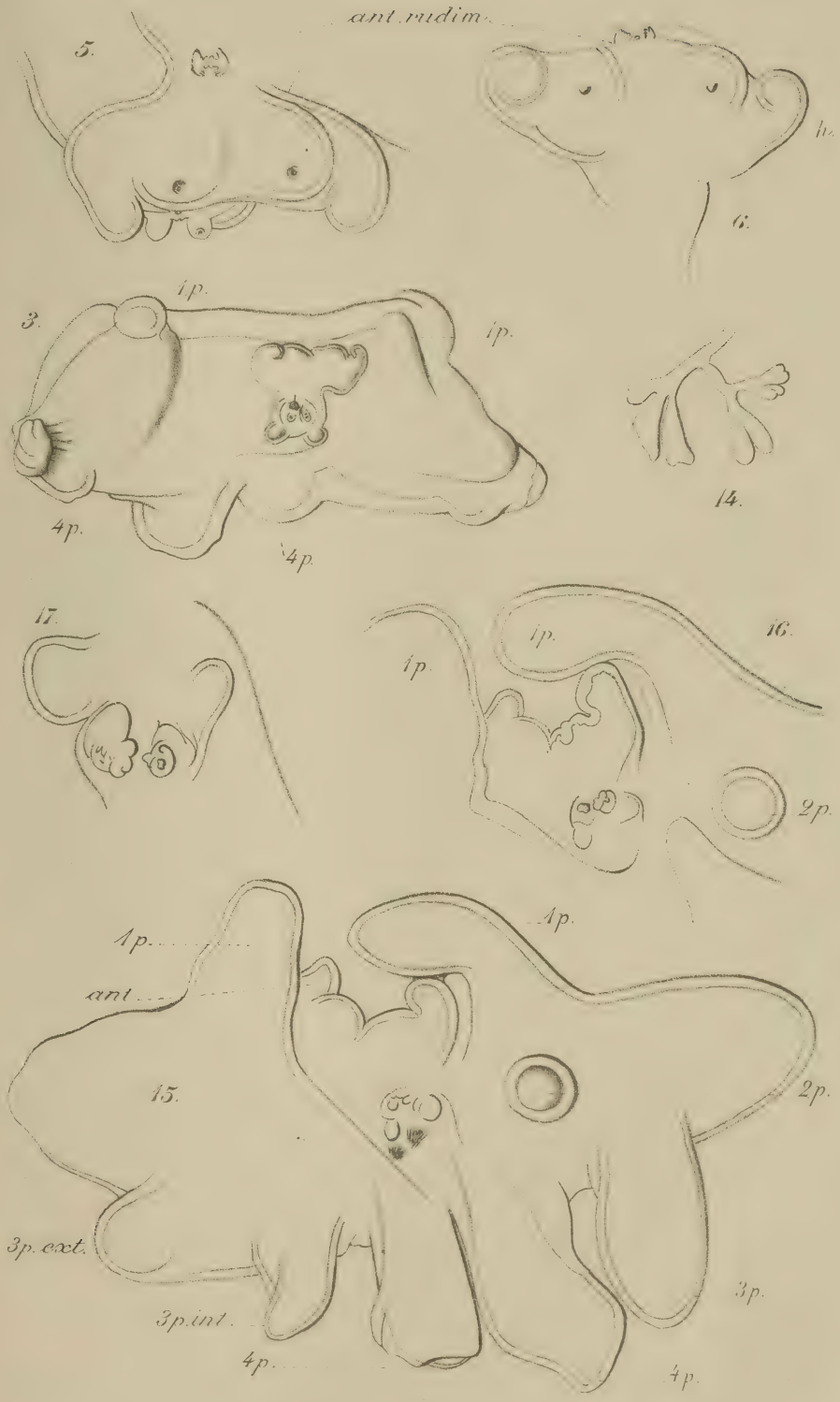
Diagrammes



Sig. Thor del. Imp.ies Lemercier. Paris. Nicolet lith.

1,2,4,7,8,9: Sphyrion laevis Quoy et Gaimard. 10,11,12,13: Sphyrion australicus n. sp. Sig. Thor.

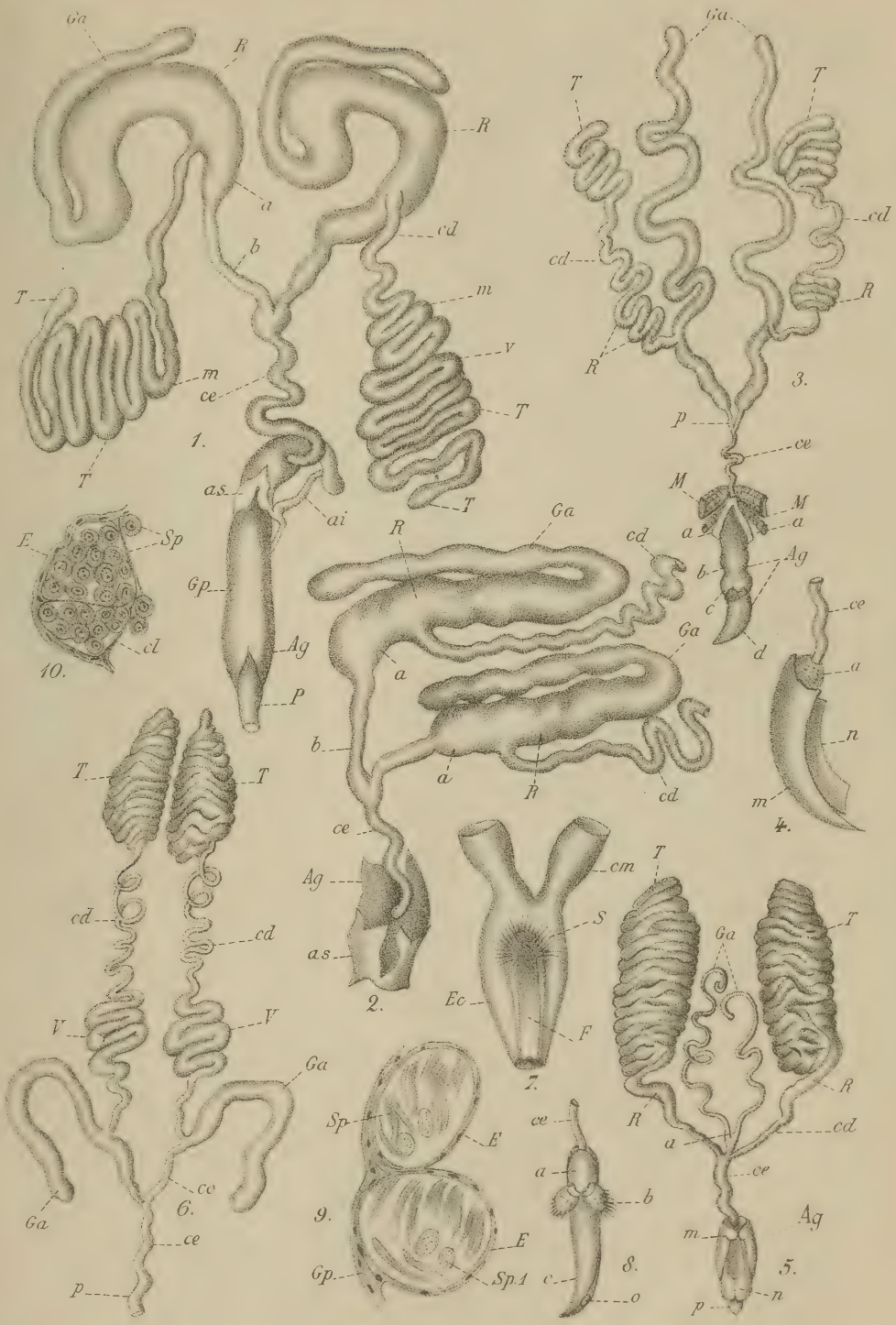
Masson et Cie, Éditeurs.



Sig. Thor del. Imp.ies Lemercier Paris. Nicolet lith.

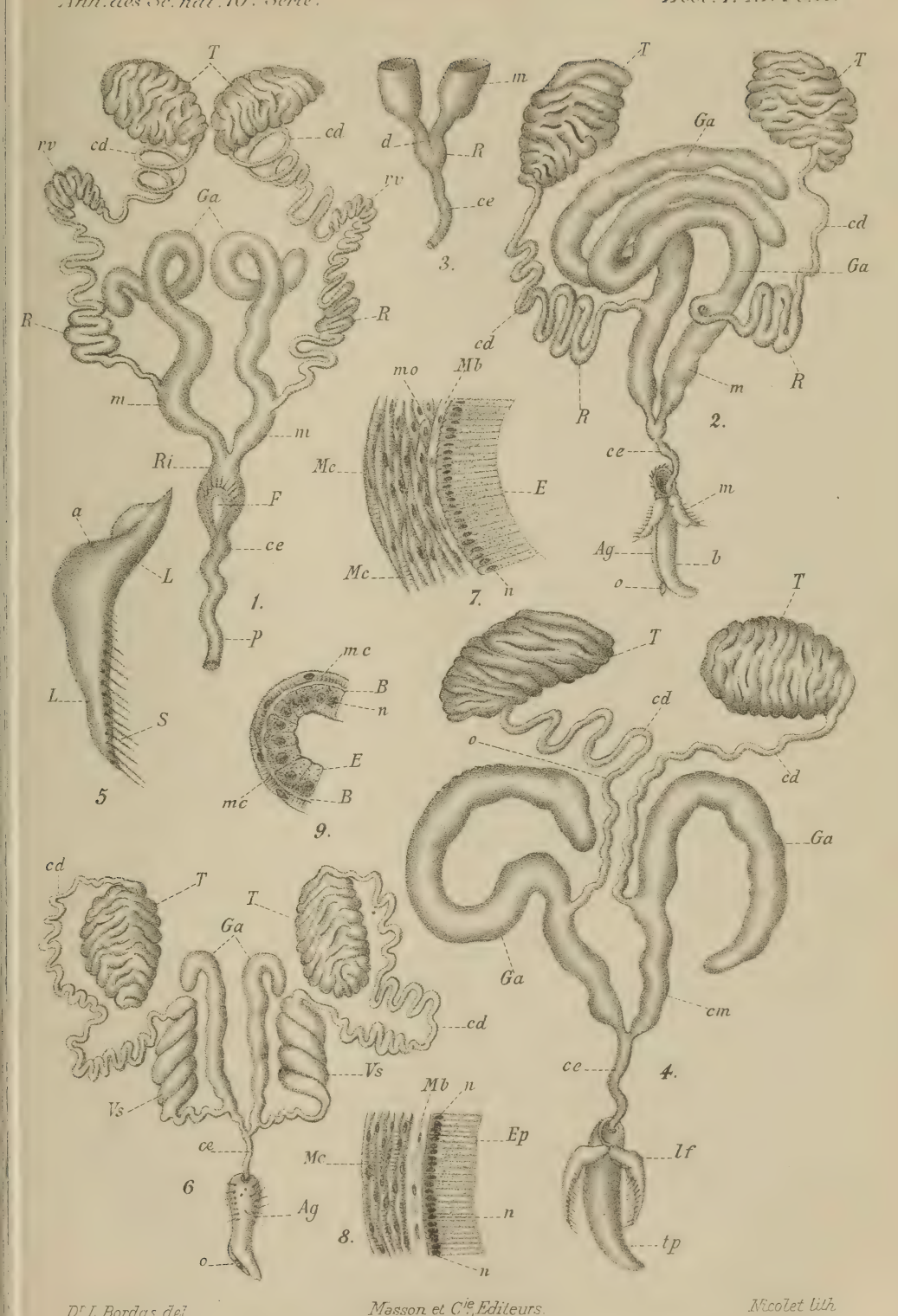
3,5,6,14. Sphyrion laevis Quoy et Gaimard. 15,16,17. Sphyrion australicus n. sp. Sig. Thor.

Masson et Cie Editeurs



Dr L. Bordas del. Masson et Cie, Éditeurs. Nicolet lith.

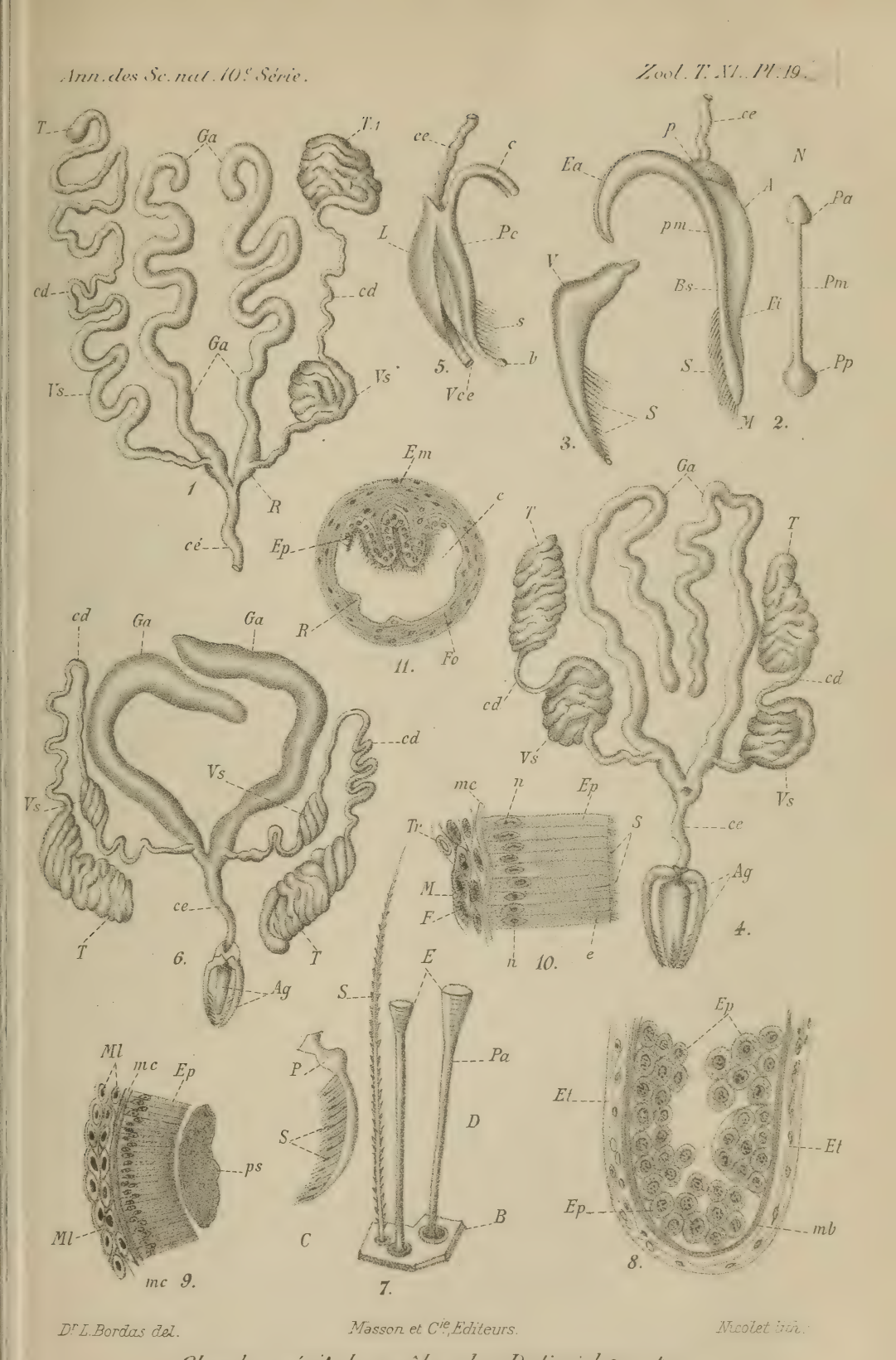
Glandes génitales mâles des Cicindelidæ et des Carabidæ.



Dr L. Bordas del. Masson et Cie, Editeurs. Nicolet lith.

Glandes génitales mâles des Carabidæ.

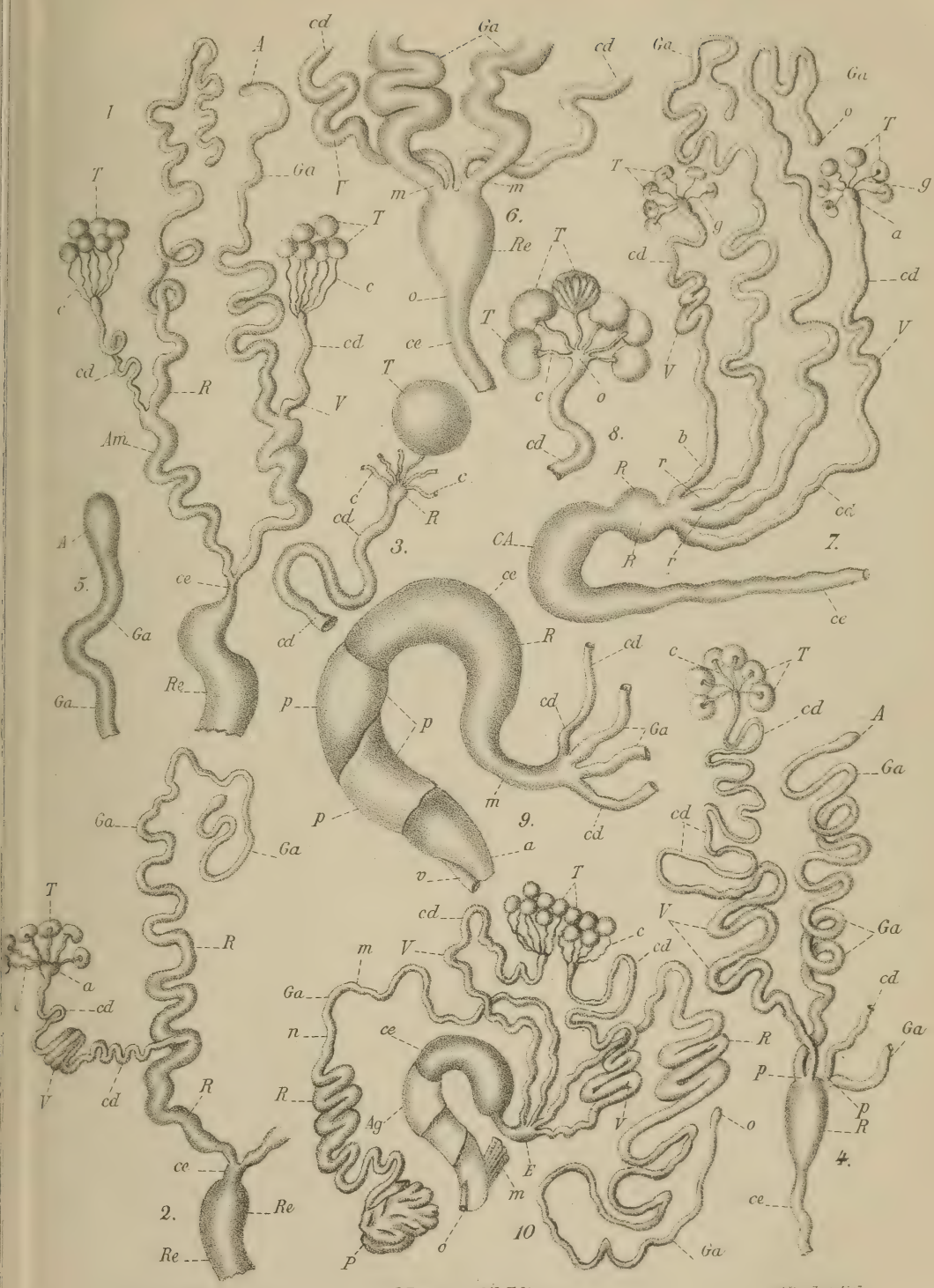
Imp. Lemercier Paris.



Dr L. Bordas del. Masson et Cie, Editeurs. Nicolet lith.

Glandes génitales mâles des Dytiscidæ, etc.

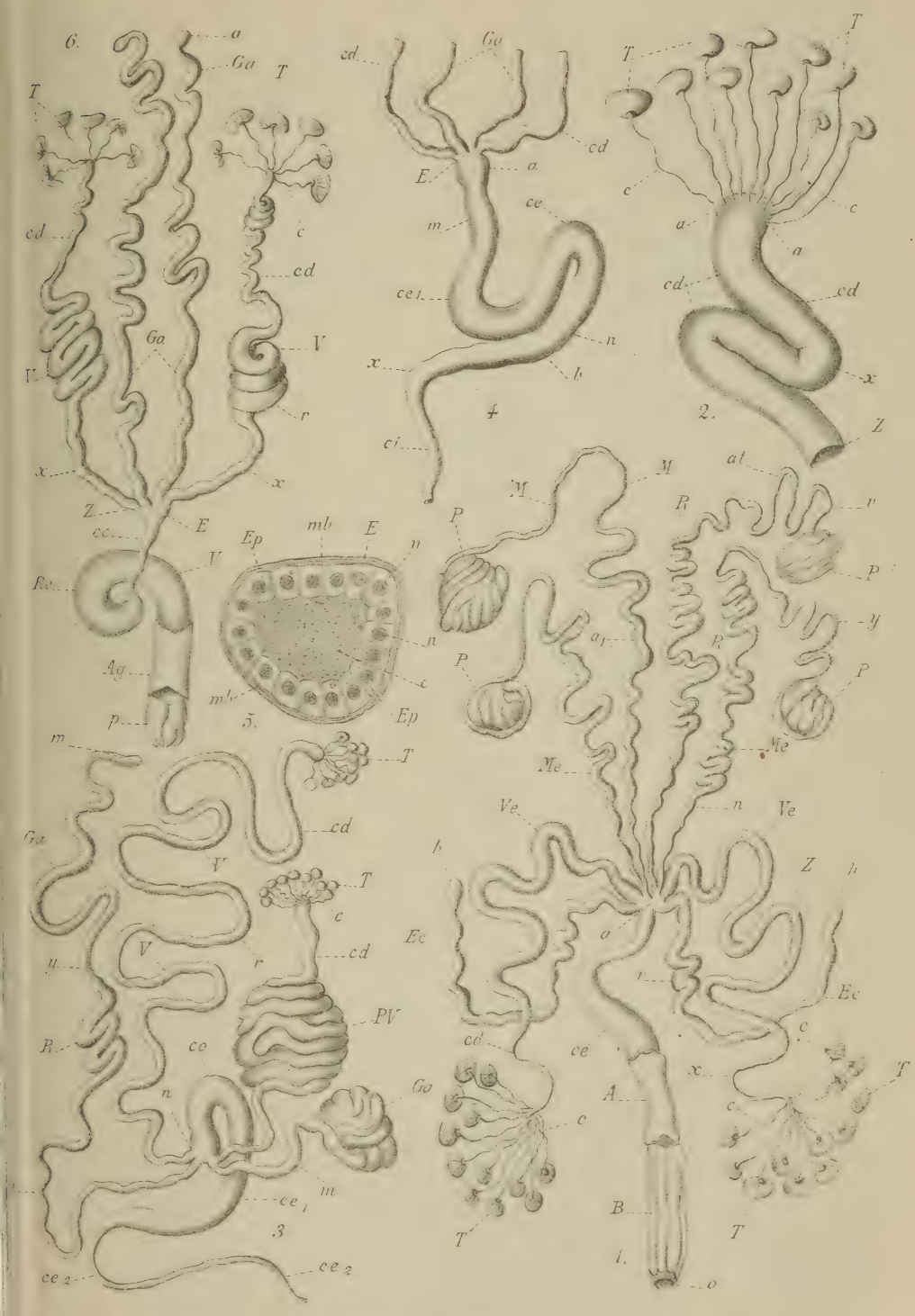
Imprs Lemercier, Paris.



Dr L. Bordas del. Masson et Cie, Editeurs. Nicolet lith.

Glandes génitales mâles des Aphodiinæ, des Geotrupinæ et des Melolonthinæ.

Imp.ie Lemercier Paris



M. L. Bordas del. Masson et Cie, Editeurs. Nicolet lith.

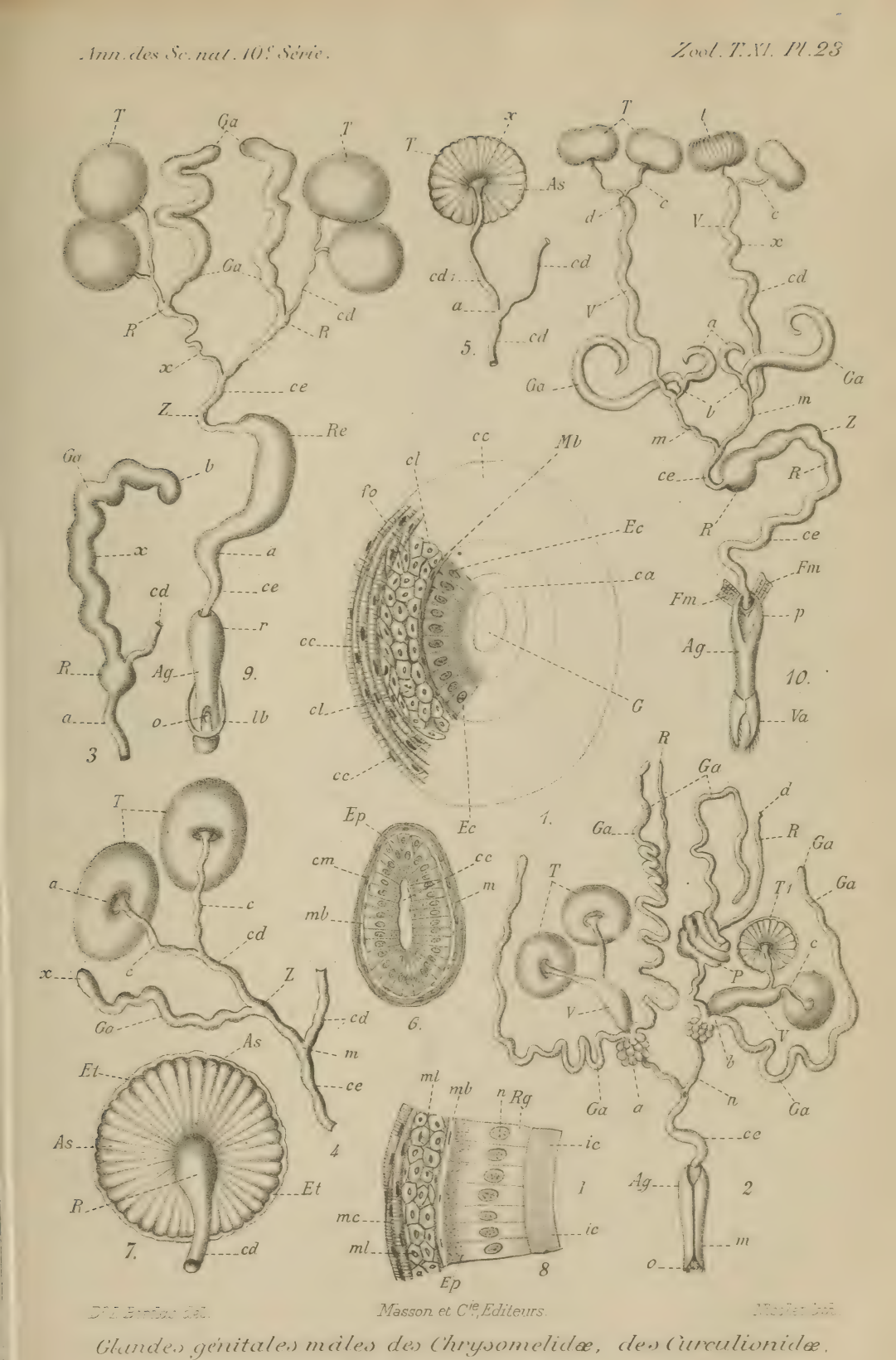
Glandes génératrices mâles des Lucanidæ et des Cetoninæ.

Imp.rie Lemercier. Paris.

Dr L. Bordas del. Masson et Cie, Editeurs. Nicolet lith.

Glandes génitales mâles des Scarabeidæ et des Lucanidæ.

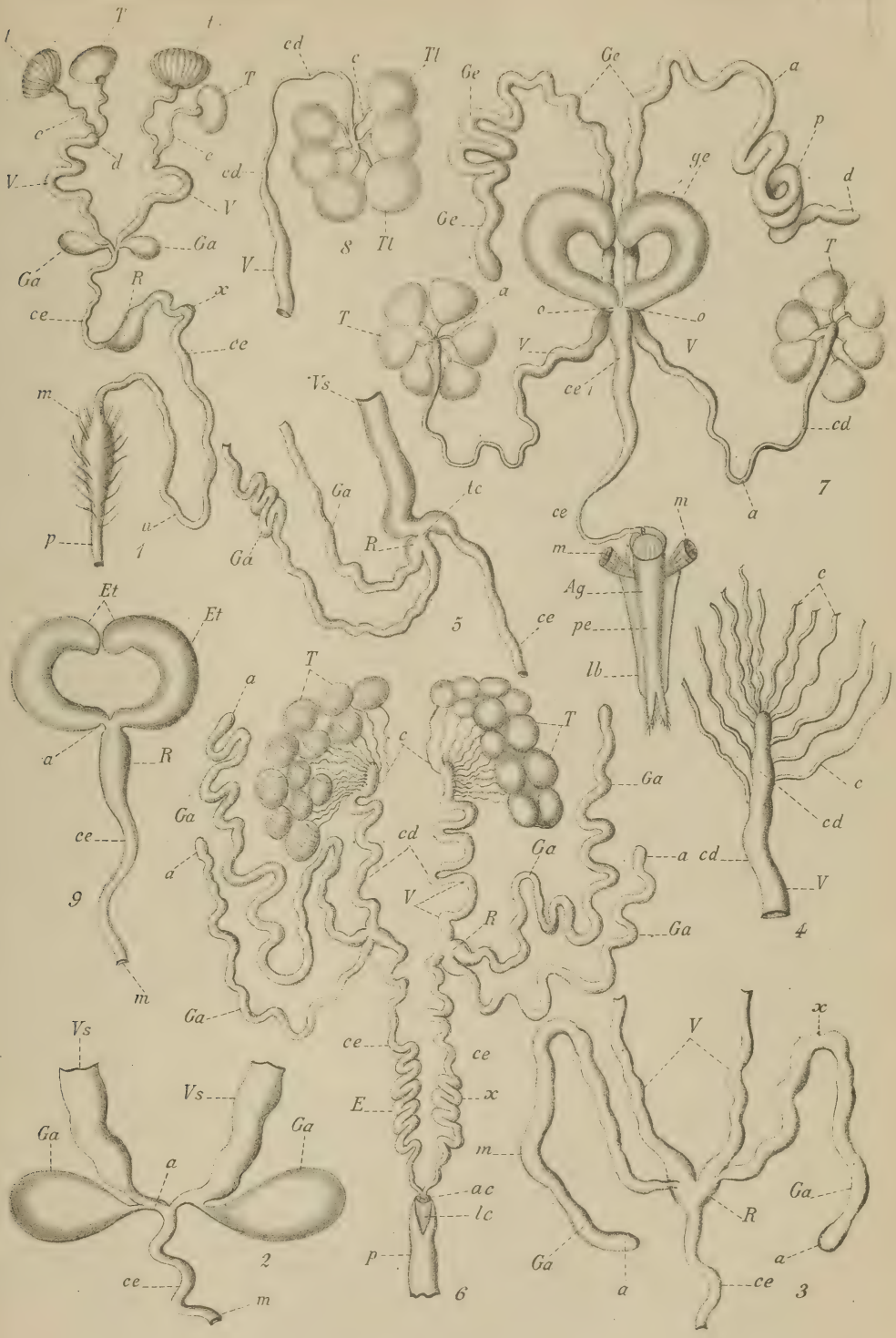
Imp^ies Lemercier, Paris.



D.T. Brullé del. Masson et Cie, Editeurs. Moller lith.

Glandes génitales mâles des Chrysomelidæ, des Curculionidæ, et des Cérambycinæ.

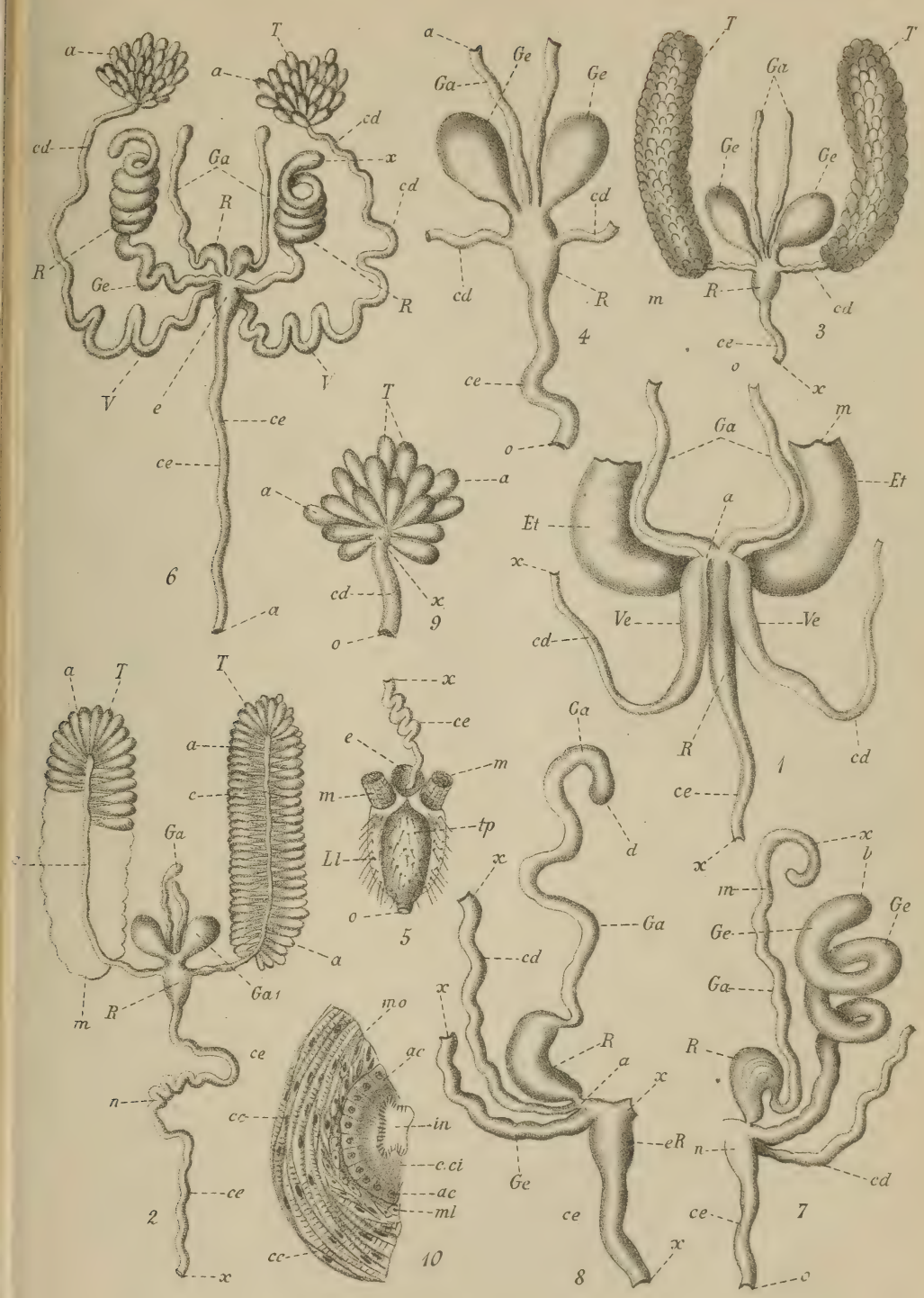
Imp. Lemercier Paris.



Dr L. Bordas del. Masson et Cie, Éditeurs. Nicolet lith.

Glandes génitales mâles des Longicornes et des Ténébrionides.

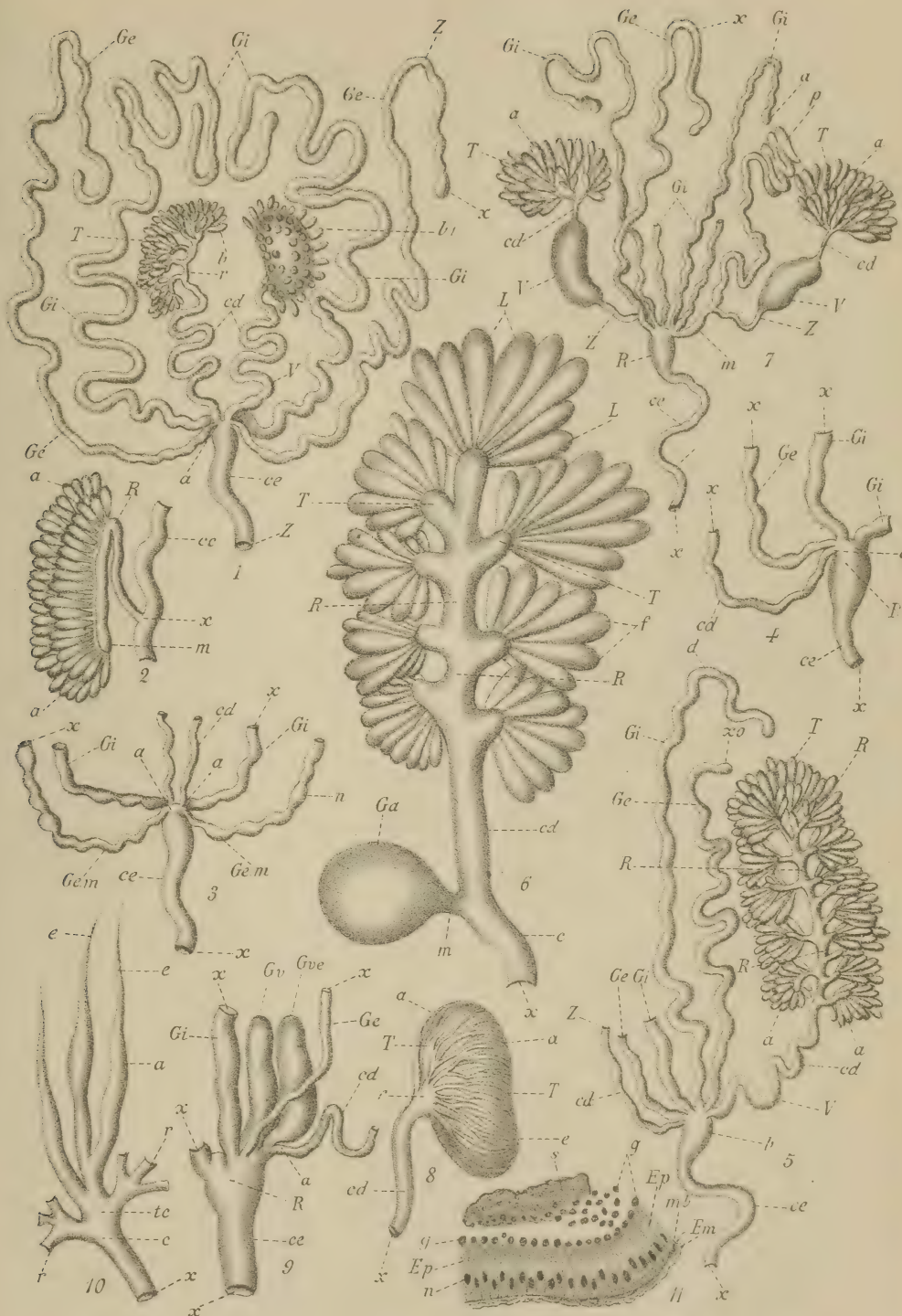
Imp. Lemercier Paris.



Dr L. Bordas del. Masson et Cie, Editeurs. Nicolet lith.

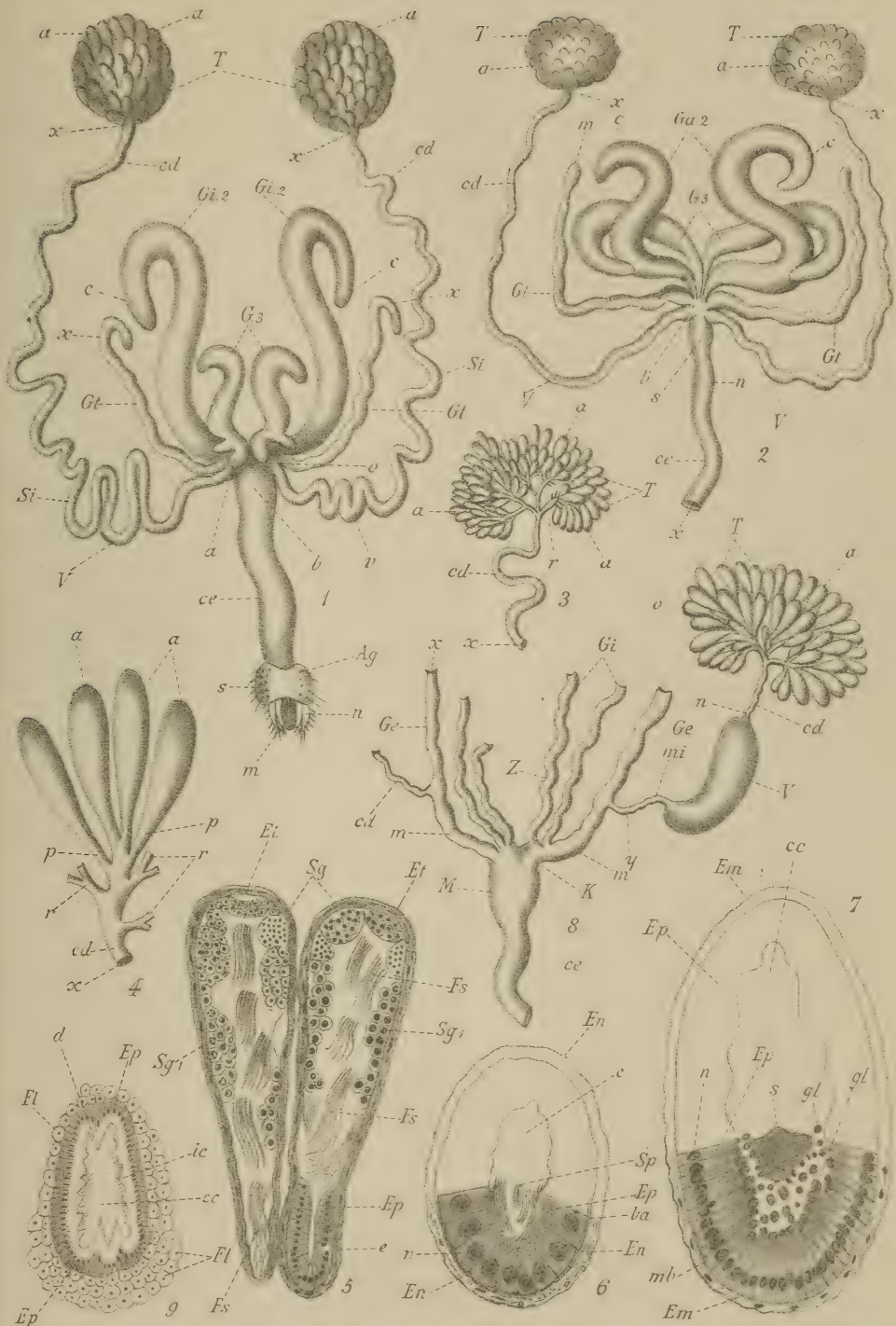
Glandes génitales mâles des Tenebrionidæ, des Staphylinidæ et des Telephoridæ.

Imp.ies L. Lemercier, Paris.



Glandes génitales mâles des Silphidæ, des Coccinellidæ et des Cleridæ.

Imp.ies Lemercier, Paris.



Dr L. Bertkau del. Masson et Cie, Éditeurs. Nicolet del.

Glandes génitales mâles des Elateridæ, des Coccinellidæ etc.

Impies Lemercier, Paris.

76e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE T. XI. N° 1.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

ET

PALÉONTOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

TOME XI. — N° 1.

(Ce cahier commence l'abonnement aux tomes XI et XII.)

JUN 23 1900

PARIS

MASSON ET Cie, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1900

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.

Ce cahier a été publié en juillet 1900.

Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Prix de l'abonnement annuel à chacune des parties, zoologie ou botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891).

Chaque volume..... **15** fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles.*

Prix des collections.

Première série (Zoologie et Botanique réunies),		30 vol.	(*Rare*).
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1873).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Sixième série (1874 à 1883).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Septième série (1883 à 1894).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Géologie, 22 volumes.....			330 fr.

MASSON et Cie, Éditeurs, 120, Boulevard Saint-Germain, Paris.

La Géographie

BULLETIN

DE LA

Société de Géographie

PUBLIÉ TOUS LES MOIS PAR

le Baron HULOT
Secrétaire général de la Société

et M. Charles RABOT
Secrétaire de la Rédaction

SOMMAIRE DU NUMÉRO DU 15 AVRIL

Gaston Bonnier. — Remarques sur les variations des limites de la région méditerranéenne.
A. Leclère. — Géographie générale des provinces chinoises voisines du Tonkin (*avec 8 figures dans le texte et une carte hors texte*).
A. Fauvel. — La découverte des îles Seychelles d'après des documents inédits (*avec 2 cartes dans le texte*).
C.-Ed. Caspari. — Revue d'Océanographie.
Mouvement géographique. — Recherches océanographiques sur la côte mourmane. La limite nord du *tchernosiom* en Russie. L'obstruction du Nil Blanc par le *sudd* et ses conséquences physiques. Les études géographiques de la mission Houdaille sur la Côte d'Ivoire. Voyage de M. Carl Sapper dans l'Amérique centrale. Nouvelles expéditions arctiques. etc. etc.

SOMMAIRE DU NUMÉRO DU 15 MAI

Alfred Grandidier. — Alphonse Milne-Edwards (1835-1900) (*avec 1 portrait*).
G.-B.-M. Flamand. — Mission au Tidikelt. Résultats scientifiques généraux (*5 fig. dans le texte*).
E.-A. Martel. — Padirac (Lot). Etude d'hydrologie souterraine (*4 fig. dans le texte et 1 carte en couleurs*).
A. Fauvel. — Le nouveau port de San-tou-ao (*1 carte dans le texte*).
Paul Moncousin. — Notes sur les Téhuelches et sur les indigènes de la République Argentine.
C.-Ed. Caspari. — Expédition de la Siboga (*Suite*).
Mouvement géographique. — L'œuvre géographique de la *Revue générale des Sciences*. Nouveaux levers topographiques en Norvège. Kiao-tchéou. Le Haut-Dahomey (1 carte). Le problème du Wam. etc etc.

SOMMAIRE DU NUMÉRO DU 15 JUIN

A. de Lapparent. — L'œuvre de M. Suess.
Dr Weisgerber. — Études géographiques sur le Maroc (*avec 4 figures dans le texte et 1 carte hors texte*).
Vicomte de Vaulserre. — Le fleuve bleu de Sai fou à Ta li fou (*avec 5 figures dans le texte et 1 carte hors texte*).
J. Deniker. — Résultats scientifiques du voyage de MM. Roborovsky et Kozlov en Asie Centrale.
Mouvement Géographique. — Le climat de Sakaline. Carte de la mission Hostains-d'Ollone. Reconnaissance de la ligne de faite entre le Congo et le Zambèze par l'expédition Lemaire. Les prétendues falaises de glace fossile dans la vallée de la White River. Province Est de Bornéo. Exploration océanographique de l'*Albatross*. La plus grande profondeur connue, etc.

PRIX DE L'ABONNEMENT ANNUEL :

Paris : 24 francs. — Départements : 26 francs. — Étranger : 28 francs. — Prix du numéro : 2 fr. 50.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

M. L.-G. Seurat. — Observations biologiques sur les parasites des chênes de la Tunisie.

M. Ch. Gravier. — Sur une nouvelle espèce du genre procerastea Langerhans. L'évolution et les affinités de ce genre.

M. Louis Roule. — Etude sur le développement embryonnaire des phoronidiens.

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE CAHIER

Pl. I. — Procerastea Perrieri.

5074-99. — Corbeil. Imprimerie Éd. Crété.

76e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE T. XI. Nos 2 à 6.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

ET

PALÉONTOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

TOME XI. — Nos 2 à 6.

PARIS

MASSON ET Cie, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1900

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.

Ce cahier a été publié en août 1900.

Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Prix de l'abonnement annuel à chacune des parties, zoologie ou botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891).

Chaque volume..... **15** fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections.

Première série (Zoologie et Botanique réunies),		30 vol.	*(Rare)*.
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1873).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Sixième série (1874 à 1883).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Septième série (1883 à 1894).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Géologie, 22 volumes.....			330 fr.

MASSON et Cie, Éditeurs, 120, Boulevard Saint-Germain, Paris.

La Géographie

BULLETIN

DE LA

Société de Géographie

PUBLIÉ TOUS LES MOIS PAR

le Baron HULOT
Secrétaire général de la Société

et M. Charles RABOT
Secrétaire de la Rédaction

SOMMAIRE DU NUMÉRO DU 15 JUIN

Lapparent. — L'œuvre de M. Suess.
eisgeber. — Études géographiques sur le Maroc (*avec 4 figures dans le texte et 1 carte hors texte*).
mte de Vaulserre. — Le fleuve bleu de Sai fou à Ta li fou (*avec 5 figures dans le texte et 1 carte ors texte*).
eniker. — Résultats scientifiques du voyage de MM. Roborovsky et Kozlov en Asie Centrale.
EMENT GÉOGRAPHIQUE. — Le climat de Sakaline. Voyage du comte Max von Oppenheim dans l'Asie ntérieure. Une province russe en Chine. Soudan égyptien; géographie économique. Carte de la mission ostains-d'Ollone. Le développement économique du Togo. Reconnaissance de la ligne de faite entre Congo et le Zambèze par l'expédition Lemaire. L'expédition Moore aux lacs de l'Afrique australe. es prétendues falaises de glace fossile dans la vallée de la White River. L'industrie minière dans province de Québec. Province Est de Bornéo. Exploration océanographique de l'*Albatross*. La plus rande profondeur connue. Découverte du point culminant du Spitsberg.
OGRAPHIE.
ET COMPTES RENDUS DES SÉANCES DE LA SOCIÉTÉ DE GÉOGRAPHIE.

SOMMAIRE DU NUMÉRO DU 15 JUILLET

aurain. — Reconnaissance de l'arc du Méridien de Quito (*avec 2 figures dans le texte et 1 carte ors texte.*
illaud. — Les territoires français du Niger. Leur valeur économique *avec 6 figures dans le texte et carte en couleur hors texte.*
lichel. — Résultats géographiques de la mission de Bonchamps (*avec 2 figures dans le texte et carte hors texte.*
sclef. — La géographie botanique et son évolution au XIXe siècle.
llignon. Races et peuples de la terre.
EMENT GÉOGRAPHIQUE. — Le pont naturel du Baousse (*2 figures dans le texte*). Etudes hydrographiques ans le bassin du Danube. Mission Foureau-Lamy. Afrique orientale portugaise. Zambésie septen- rionale. Exploration géographique du Klondike (*avec 2 figures dans le texte*). Découverte du point ulminant du Spitsberg. Expédition Borchgrevink à la Terre Victoria.
OGRAPHIE.
DE LA SOCIÉTÉ DE GÉOGRAPHIE.
Règlement et programme d'un concours ouvert par la *Société de Géographie* en 1900-1901.

PRIX DE L'ABONNEMENT ANNUEL :

: 24 francs. — DÉPARTEMENTS : 26 francs. — ÉTRANGER : 28 francs. — Prix du numéro : 2 fr. 50.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

M. Louis Roule. — Etude sur le développement embryonnaire des phoronidiens.

M. Guillaume Grandidier. — Note sur la coloration du pelage chez les Indris.

M. Edouard Blanc. — Répertoire des poissons d'eau douce de la Russie.

M. Sig Thor. — Description préliminaire d'une nouvelle espèce du genre Sphyrion Cuv. (*Sphyrion Australicus* n. sp.) d'Australie.

M. L. Bordas. — Recherches sur les organes reproducteurs mâles des Coléoptères (anatomie comparée, histologie, matière fécondante.

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE CAHIER

Pl. II. à XVI. — Développement des phoronidiens.

Pl. XVII à XXVII. — Organes reproducteurs mâles des Coléoptères.

5074-99. — Corbeil. Imprimerie Éd. Crété.

P 536

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01354 1057